Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern.

Nr. 113.

Band LI. Ausgegeben am 9. Dezember 1913. Heft 2.

Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies.

Von

Peter Grimbach.

Mit 31 Figuren im Text.

A. Einleitung.

Unter Heterokarpie versteht man das Auftreten verschiedener Fruchtformen an ein und derselben Pflanze. Die Bezeichnung bezieht sich zunächst nur auf die rein äußerliche Gestalt der Früchte. In dieser Hinsicht ist die Heterokarpie schon oft untersucht worden, und man hat auch ihr Auftreten zu erklären versucht. In neuerer Zeit hat man begonnen, auf die physiologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Früchten, bzw. den von ihnen umschlossenen Samen zu achten. Die erste dieser Arbeiten stammt von C. Correns (3) aus dem Jahre 1906, die letzte und umfassendste von H. Becker (2), der eine große Reihe von heterokarpen Gattungen und Arten auf ihr Verhalten beim Keimen geprüft und fast durchweg einen Unterschied sowohl in der Keimkraft als auch in der Keimungsenergie festgestellt hat. Mir wurde es nun zur Aufgabe gemacht, zu untersuchen, inwieweit sich auch im anatomischen Bau Unterschiede zwischen den verschiedenartigen Früchten, bzw. ihren Samen nachweisen ließen. Dabei lag es natürlich nahe zu prüfen, ob und inwieweit etwa die anatomischen Unterschiede mit dem verschiedenen physiologischen Verhalten in Zusammenhang gebracht werden könnten. Derartige anatomische Untersuchungen sind kaum angestellt worden. Obwohl die Familie der Kompositen, die die meisten heterokarpen Gattungen umfaßt, mehrfach auf den Bau der Frucht- und Samenschale hin untersucht worden ist, findet man in solchen Arbeiten äußerst selten einmal auch nur die Bezeichnungen Rand- und Scheibenfrucht.

So hat Lundström (17) die verschiedenen Fruchtformen der Gattungen *Calendula* und *Dimorphotheca* beschrieben und auch einige Querschnitte, allerdings nur schwach vergrößert und sehr schematisch, abgebildet. Loose (15, Seite 22) hat darauf hingewiesen, wie bei *Rhagadiolus stellatus*

die Ausbildung der Brakteen und die des mechanischen Gewebes der Randfrüchte in Korrelation stehen; wie dieses Verhältnis in anderen Fällen weniger auffallend ist. Crocker (4) hat die Fruchtschalen von *Xanthium canadense* vergleichend untersucht; Hanausek (8) hat auf die Ausbildung der Kohleschicht in verschiedenartigen Kompositenfrüchten geachtet.

Nach Abschluß der Untersuchungen ist noch eine Arbeit von P. Lebard (13) erschienen, die leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

Außer der gewöhnlichen Heterokarpie habe ich auch noch die sogenannte Amphikarpie berücksichtigt, bei der die Früchte und Samen nicht nur im äußeren und inneren Bau verschieden sind, sondern auch an verschiedenen Stellen an der Mutterpflanze, teils über, teils im Boden reifen.

Die folgenden Untersuchungen wurden im Jahre 1911/12 im bot. Institut der Universität Münster an reifem und unreifem, meist selbst gezogenem Material angestellt. Die Früchte und Samen wurden je nach ihrer Härte in Hollundermark, Kork, Paraffin oder Glyzeringummi geschnitten und auf Längs- und Querschnitten studiert. Die Zeichnungen sind, wenn nicht anders erwähnt, alle mit einem Zeichenapparat entworfen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Correns, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, spreche ich für die freundlichen Ratschläge, das bereitwillige Überlassen von Material und Literatur, sowie für das meinen Untersuchungen immerfort entgegengebrachte Interesse auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus. Ebenso danke ich Herrn Professor Dr. Tobler, sowie Herrn Privatdozent Dr. Heilbronn für ihre stets bereitwilligen Ratschläge und Unterstützungen.

B. Spezieller Teil.

I. Heterokarpe Arten.

a. Compositae.

Die Familie der Kompositen umfaßt eine sehr große Anzahl heterokarper Gattungen. Um daher im Laufe der speziellen Untersuchungen Wiederholungen möglichst zu vermeiden und um in der Ausdrucksweise klar und einheitlich zu sein, ist es wohl angebracht, die in der Frucht- und Samenschale der Kompositen überhaupt vorkommenden Gewebeschichten im Anschluß an Hanausek kurz aufzuzählen und zu bezeichnen.

Zu äußerst haben wir die äußere Epidermis der Fruchtschale (in den Figuren mit *Ea* bezeichnet), deren Außenwände verdickt und von einer meist derben Kutikula überzogen sind; darunter ein als Hypoderma (*H*) bezeichnetes, ein- oder mehrschichtiges parenchymatisches Gewebe, das auch fehlen kann. Dann folgt das mechanische Gewebe (*M*) aus meist parallel zur Längsachse der Frucht angeordneten Bastfaserzellen. Das mechanische

Gewebe kann sehr verschieden ausgebildet sein. Nun kommt das ein- oder mehrschichtige Parenchym der Innenseite (*P*), das die Gefäßbündel enthält und in der reifen Frucht zusammen mit der inneren Epidermis der Fruchtschale (*Ei*) mehr oder weniger kollabiert oder obliteriert.

Die Abgrenzung der Fruchtschale von der Samenschale (*S*) ist an der unreifen Frucht fast immer gut zu erkennen. Die Epidermis der Samenschale (*e*) ist nach ihrer Funktion schwach oder stark ausgebildet. Näheres darüber findet man bei GERDTS (5, S. 18). Auf die Epidermis folgt das Parenchym der Samenschale (*p*), das einheitlich oder verschieden gestaltet ist, dessen Zellen während der Reife teils aufgelöst, teils zerdrückt werden. Den Abschluß der Samenschale nach innen bildet eine ein- oder zweireihige Schicht dickwandiger Zellen, die man nach ihrem Zellinhalt als Aleuronschicht[1] (*a*) bezeichnen kann.

1. Dimorphotheca hybrida.

Beschreibung und Abbildung der drei Fruchtformen bei BECKER (2, S. 16).

Scheibenfrüchte flach, zweikantig, mit einem breiten Flügelrand versehen; Randfrüchte dreikantig, keulenförmig, Kanten entweder stark entwickelt und ausgezackt oder nur wenig entwickelt und dann glatt. Die glatten Randfrüchte stehen im Köpfchen zu äußerst.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht glatt	Randfrucht gezackt	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	Außenwände gewölbt. Zellen ohne Inhalt	Außenwände gewölbt. Zellen mit braunem Inhalt	Außenwände flach; Zellen inhaltsleer
Hypoderma	mäßig entwickelt	stark entwickelt	schwach entwickelt
Mech. Gewebe	Mantel stark und gleichmäßig dick	Mantel stark, aber ungleichmäßig dick	Mantel schwach
Epid. d. S.	Wände dünner und nicht getüpfelt		Wände dicker und getüpfelt

Die Unterschiede zwischen glatter und gezackter Randfrucht sind folgende: Die Epidermiszellen der ersteren sind inhaltsleer; die Früchte sehen gelblich-weiß aus. Das Hypoderma der letzteren ist stärker entwickelt, bildet

1) Über die Herkunft der Aleuronschicht sind die Autoren sehr verschiedener Ansicht. Die einen rechnen sie zum Nucellus, die anderen zum inneren Integument. GERDTS (5 S. 11—14) hat die verschiedenen Ansichten über die Herkunft und die damit zusammenhängende Bezeichnung zusammengestellt. Nach GERDTS' eigenen Untersuchungen stammt die Aleuronschicht aus dem inneren Integument und wird deshalb innere Epidermis der Samenschale genannt. In einer im Jahre 1912 erschienenen Arbeit des Franzosen L. LAVIALLE (12) wird sie wieder von der Samenschale abgetrennt und heißt assise protéique. Da diese Bezeichnung (zu deutsch Aleuronschicht) über die Herkunft wenig aussagt, will ich mich ihrer bedienen.

drei große gezackte Leisten und kleinere Höcker. Es ist verholzt und geht allmählich in das mechanische Gewebe über.

Die Differenzen zwischen Rand- und Scheibenfrüchten sind bedeutender. Die ersteren haben eine zirka dreimal dickere Fruchtschale als die letzteren (vgl. Fig. 1 *A* mit *B*). Das Hypoderma der Scheibenfrüchte besteht aus 2—4 zusammengedrückten Zellschichten, die unverholzt und ungetüpfelt sind. Es zieht sich durch die Flügel und bildet in deren Saum aus großen, dünnwandigen und verholzten Zellen ein sogenanntes Luftgewebe. Das Hypoderma der Scheibenfrüchte setzt sich scharf gegen das mechanische Gewebe ab. Dies besteht hier aus bedeutend weniger Zellschichten als bei der Randfrucht; außerdem sind die Zellwände dünner, die Lumina mehr eckig, während sie dort oval oder rund sind. Im Flügel der Scheibenfrüchte verlaufen die Bastfasern nicht parallel zur Achse der Frucht, sondern in einem Bogen von der Ansatzstelle des Flügels zum Saume des Flügels, an diesem noch eine Strecke entlang. Auf der Oberseite ist die Öffnung des Bogens entgegengerichtet der auf der Unterseite, so daß die Fasern sich kreuzen. Dadurch wird ein Einreißen der dünnen Flügel erschwert.

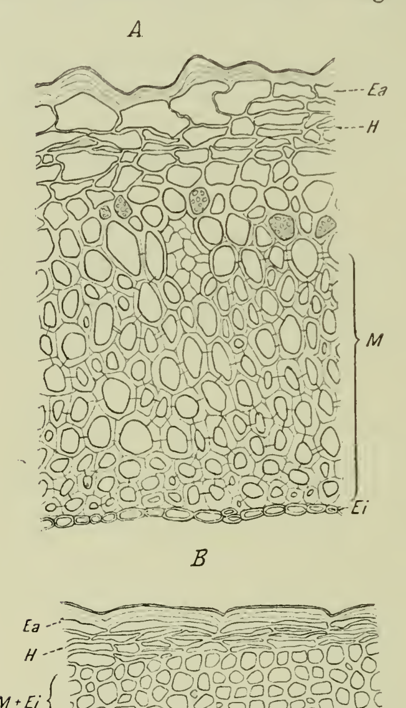


Fig. 1. *Dimorphotheca hybrida.* Querschnitt durch die reife Fruchtschale der Randfrucht *A* und der Scheibenfrucht *B*. Vergr. 180.

Die Scheibenfrüchte besitzen zwei Gefäßbündel in dem Flügelsaume, die Randfrüchte dagegen drei, entsprechend den drei Kanten. Den Abschluß der Fruchtschale bildet bei den Randfrüchten eine Schicht dünnwandiger verholzter Zellen (Fig. 1 *A*), die bei den Scheibenfrüchten nicht differenziert ist.

Die Epidermis der Samenschale hat bei der Scheibenfrucht dickere Außenwände. Von der Fläche erscheinen die Seitenwände doppelt konturiert und getüpfelt, was man bei den Randfrüchten gar nicht oder nur in geringem Maße bemerkt.

2. Dimorphotheca pluvialis.

Beschreibung und Abbildung der drei Fruchtformen bei Becker (2, S. 28).

Scheibenfrüchte an beiden Enden zugespitzt, von einem breiten Flug-

saum umgeben. Randfrüchte abgerundet dreikantig, keulenförmig, die äußersten im Köpfchen glatt, die inneren runzelig.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht		Scheibenfrucht
	glatt	runzelig	
Epid. d. Fr.	Außenwände ziemlich dick, aber wenig gewölbt	papillös	Außenwände glatt und verhältnismäßig dünn
Hypoderma	mehrschichtig, gleichmäßig entwickelt, verholzt, getüpfelt	mehrschichtig, ungleichmäßig entwikkelt, verholzt, getüpfelt	zweischichtig, unverholzt
Mech. Gewebe	solider Mantel aus vielen Schichten dickwandiger Bastfaserzellen		solider Mantel aus wenig Schichten relativ dünnwandiger Zellen
Innere Epid.	dickwandig		dünnwandig

Die beiderlei Randfrüchte unterscheiden sich hauptsächlich durch die Ausbildung des hypodermalen Gewebes. Durch rasch erfolgende, lokal auftretende tangentiale Teilungen entstehen jene querverlaufenden oberflächlichen Wülste, die das Aussehen der runzeligen Randfrüchte bedingen.

Die Epidermiszellen der Scheibenfrüchte sind größer als die der Randfrüchte und im Flügel in der Richtung zum Rande hin etwas gestreckt. Die Epidermis und das darunter liegende zweischichtige Hypoderma kollabieren bei der Reife; im Flügel aber ist letzteres zu einem Luftgewebe ausgebildet.

Bei der Randfrucht finden wir 2—10 Schichten hypodermales Gewebe. Die Zellen der 2—4 äußeren Schichten sind tafelförmig, netzförmig verdickt und mit braunem Inhalt erfüllt. Nach innen werden die Hypodermazellen größer, polyedrisch, dickwandiger; die Tüpfelung ist siebartig. Im reifen Zustande ist das ganze Hypoderma verholzt. Das mechanische Gewebe unterscheidet sich in den verschiedenen Fruchtformen ebenso wie bei *Dimorphotheca hybrida*, die Flügel sind geradeso ausgebildet wie bei jener. Einzelne Bastfaserzellen der Randfrüchte von *Dimorphotheca pluvialis* zeichnen sich durch ihre dicken Wände vor ihrer Umgebung aus (Fig. 2 *C*). Den Abschluß der Fruchtschale nach innen bildet eine aus kleinen, verholzten Zellen bestehende Schicht, die innere Epidermis. Die Zellen derselben sind bei den Scheibenfrüchten kleiner und dünnwandiger.

Im Bau der Samenschale unterscheiden sich die verschiedenen Fruchtformen nicht.

Zu erwähnen ist noch, daß in einigen untersuchten Fruchtköpfchen die Epidermis der Fruchtschale überhaupt stark papillös war. Bei den Randfrüchten waren die Papillen stumpf und dick, bei den Scheibenfrüchten spitz und dünn.

3. Charieis heterophylla.

Beschreibung bei BECKER (2, S. 43).

Beiderlei Früchte etwa 3 mm lang, flach eiförmig, Oberfläche behaart. Scheibenfrüchte mit haarförmigem Pappus.

Der Unterschied ist nur ein rein äußerlicher: die Scheibenfrüchte besitzen einen Pappus, den Randfrüchten fehlt ein solcher. Die Farbe der

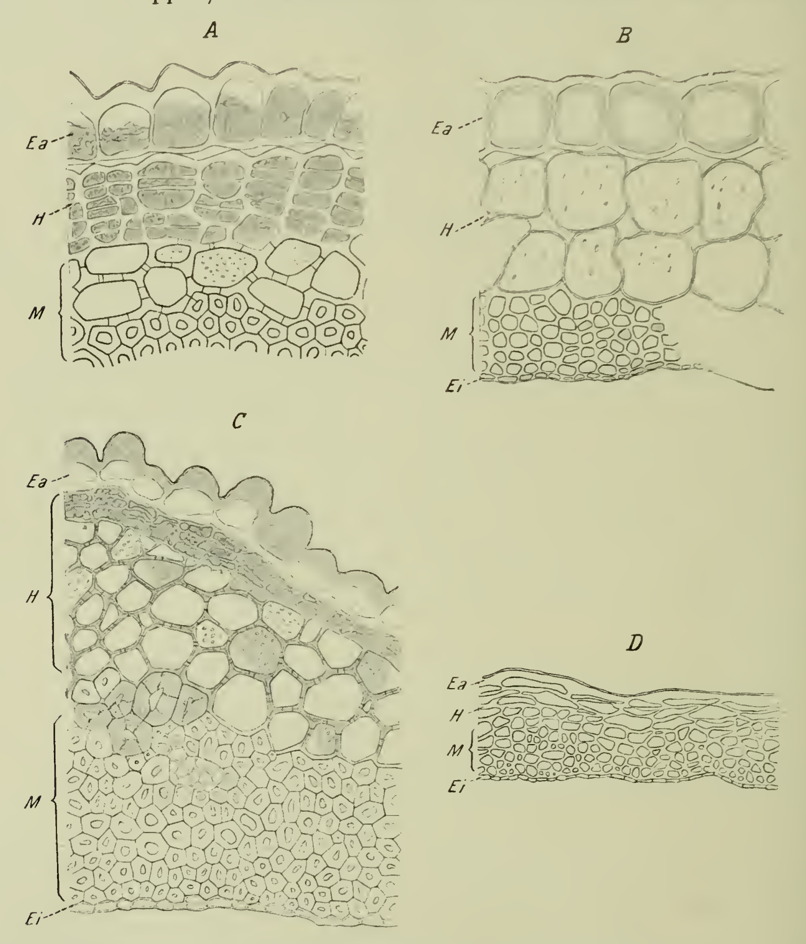


Fig. 2. *Dimorphotheca pluvialis.* Querschnitte durch die Fruchtschale der unreifen, glatten (*A*) und der reifen, runzeligen (*C*) Randfrucht und der unreifen (*B*) und reifen (*D*) Scheibenfrucht. Vergr. 180.

Früchte kann nicht, wie es bei BECKER geschieht, als Unterscheidungsmerkmal dienen, da es unter beiden Fruchtformen dunkle und helle gibt. Die Färbung beruht auf dem braunen Inhalt der Epidermiszellen.

4. Zinnia pauciflora.

Beschreibung der Fruchtformen bei BECKER (2, S. 48).

Drei Fruchtformen. Randfrucht mit schwachgewölbtem Rücken, ge-

rippter Bauchseite und stehenbleibender Krone; dreieckige, gerippte Übergangsform; von beiden Seiten flachgedrückte Scheibenfrucht mit schmalem Flügel. Bei den letzten beiden Formen läuft eine stärkere Rippe in eine große, behaarte Borste aus.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Übergangsform	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	papillös		glatt
Hypoderma	stark entwickelt		schwach entwickelt
Kohleschicht	Auf der Rückenseite, dort aber ununterbrochen	Über die ganze Oberfläche, aber unterbrochen	Nur in den Flügelkanten
Mech. Gewebe	Geschlossener Mantel, zwei starke Rippen, mehrere kleinere	Geschlossener Mantel, drei starke Rippen, mehrere kleinere, die anders verteilt sind, als vorher	Geschlossener Mantel, zwei starke Rippen, keine kleineren

Die von einer derben, gestreiften Kutikula überzogenen Epidermiszellen sind bei der Scheibenfrucht kleiner, die Außenwände weniger vorgewölbt als bei den anderen Fruchtformen. Das Hypoderma der Scheibenfrucht ist einschichtig und besteht aus kleinen unverholzten und nicht getüpfelten Zellen. Bei den beiden anderen Fruchtformen und auch im Flügel der Scheibenfrucht wird es aus großen radial gestreckten Zellen gebildet, deren Wände netzförmig verdickt werden und verholzen.

Das mechanische Gewebe der Randfrucht besteht aus einem soliden Bastfasermantel, der auf dem Rücken der Frucht zweischichtig, auf der Bauchseite vorwiegend einschichtig ist. Die Zellen der inneren Schicht sind größer. Dieser Mantel wird ausgesteift durch zwei große Faserbündel in den Kanten, ein kleines auf der Mitte des Rückens und meist fünf verschieden große auf der Bauchseite.

Der ein-, stellenweise zweischichtige Mantel der dreikantigen Übergangsform wird verstärkt durch drei große Faserbündel in den Kanten, zwei etwas kleinere in der Mitte der Schenkelseiten und noch wenige ganz kleine.

Bei der Scheibenfrucht endlich haben wir einen regelmäßig zweischichtigen Fasermantel. Die Zellen der inneren Schicht sind größer und radial gestreckt, und zwar auffallender als bei der Randfrucht. Außer den beiden starken Bastfaserbündeln in den Flügeln sind sonst keine mechanischen Elemente vorhanden.

Die Kohleschicht (K) erstreckt sich bei den Randfrüchten über den ganzen Rücken der Frucht und greift noch um die Kanten herum. Bei der Übergangsform finden wir sie stets als Begleiterin der mechanischen

Rippen, außerdem aber noch in verschieden großen Platten über die ganze Frucht. Bei der Scheibenfrucht ist sie fast nur in den Kanten vorhanden. Dieses Fehlen der Kohleschicht bedingt die helle Farbe der Scheibenfrüchte. Die Zahl der Gefäßbündel ist von der Anzahl der in der Frucht vorkommenden Bastfaserrippen abhängig und daher verschieden.

Im weiteren Bau stimmen die drei Fruchtformen überein.

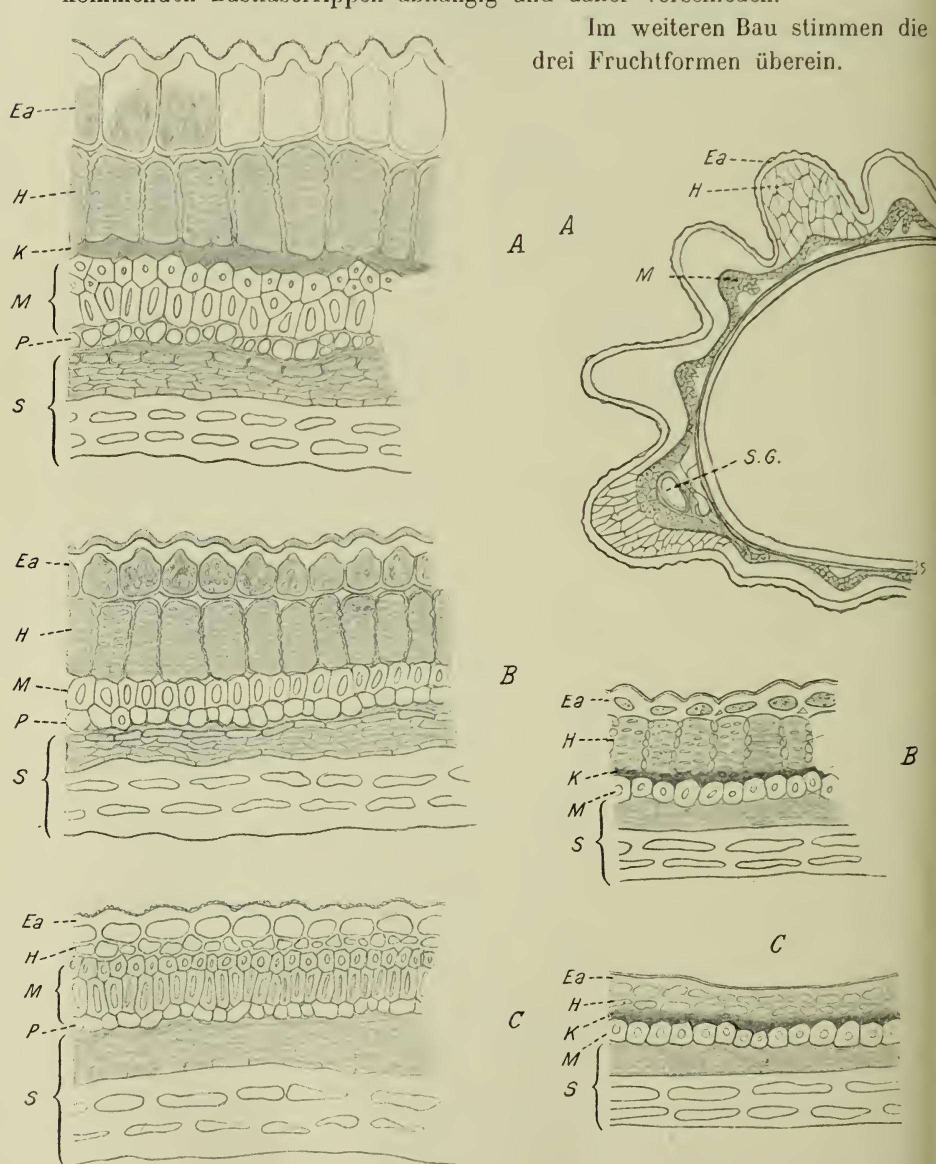


Fig. 3. *Zinnia pauciflora.* Querschnitt durch die reife Frucht- und Samenschale (*S*) der Randfrucht (*A*), Übergangsform (*B*) und Scheibenfrucht (*C*). Vergr. 275.

Fig. 4. *Sanvitalia procumbens.* Querschn durch die Frucht- und Samenschale Randfrucht (*A*), der höckerigen (*B*) und glatten (*C*) Scheibenfrucht. Vergr. *A ca* *B* u. *C* 275.

5. Sanvitalia procumbens.

Beschreibung und Abbildung der drei Fruchtformen bei Becker (2, S. 49).

Dort ist in der Figurenerklärung *B* mit *C* vertauscht.

Scheibenfrucht flach zusammengedrückt, von einem breiten Flugsaum umgeben, der am oberen Ende der Frucht unterbrochen ist, glatt; Randfrucht kleiner und dicker als die Scheibenfrucht, drei- bis vierkantig, ohne Flügel, etwas gebogen, mit höckerigen Längsleisten; dazwischenstehend Scheibenfrüchte mit ebensolchen höckerigen Längsleisten.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht	
		höckerige	glatte
Epid. d. Fr.	papillös		glatt
Hypoderma	zu großen Höckern entwickelt		gleichmäßig, schwach entwickelt
Mech. Gewebe	Mantel 2—3-schichtig, drei Hauptrippen	Mantel 1—2-schichtig, zwei Hauptrippen	

Das einschichtige Hypoderma der glatten Scheibenfrüchte besteht aus kleinen, nicht getüpfelten, unverholzten Zellen; nur in den Flügeln ist es großzellig und zu Luftgewebe entwickelt. Die Buckel der Randfrucht und höckerigen Scheibenfrucht werden von verholztem und getüpfeltem großzelligen, hypodermalen Gewebe gebildet.

Der bei den Scheibenfrüchten ein- bis zweischichtige, bei der Randfrucht zwei- bis dreischichtige mechanische Mantel wird bei jenen durch zwei in den Flügeln verlaufende, bei diesen durch drei die Kanten durchziehende Bastfaserbündel verstärkt. Außerdem erstrecken sich durch die in Streifen stehenden Buckel der höckerigen Früchte noch kleine Faserbündelchen.

Die Kohleschicht überzieht die ganze Oberfläche der Früchte mit Ausnahme der beiden Flügel und der drei Kanten, durch die sie unterbrochen wird.

Die Scheibenfrüchte besitzen zwei, die Randfrüchte drei Gefäßbündel.

6. Ximenesia encelioides.

Beschreibung und Abbildung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 51). Scheibenfrucht länglich, flach, nach unten stark zugespitzt, von einem hellen Flügel umgeben, behaart, glatt; Randfrucht kleiner, aber dicker, weniger flach, ungeflügelt, rauh.

Die Scheibenfrucht ist dicht mit nach oben gerichteten Doppelhaaren besetzt, die der Randfrucht fehlen. Das hypodermale Gewebe entsteht aus parenchymatischen Zellen, die sich regelmäßig tangential teilen. Daher sind die Zellen des Hypoderma in regelmäßigen radialen Reihen angeordnet (Fig. 5). Während bei den Scheibenfrüchten aber nur eine oder zwei solcher

Teilungen erfolgen, finden bei den Randfrüchten viele statt. Da zudem hier die Teilung nicht gleichmäßig fortschreitet, sondern in bestimmten Regionen stärker, so entstehen die Buckel der Randfrüchte. Die Hypodermalzellen werden netzförmig verdickt und verholzen bei der Reife. In den Flügeln sind diese Zellen größer, nach dem Rande hin gestreckt und feiner getüpfelt. Das mechanische Gewebe besteht aus einem 2—4 schichtigen Mantel,

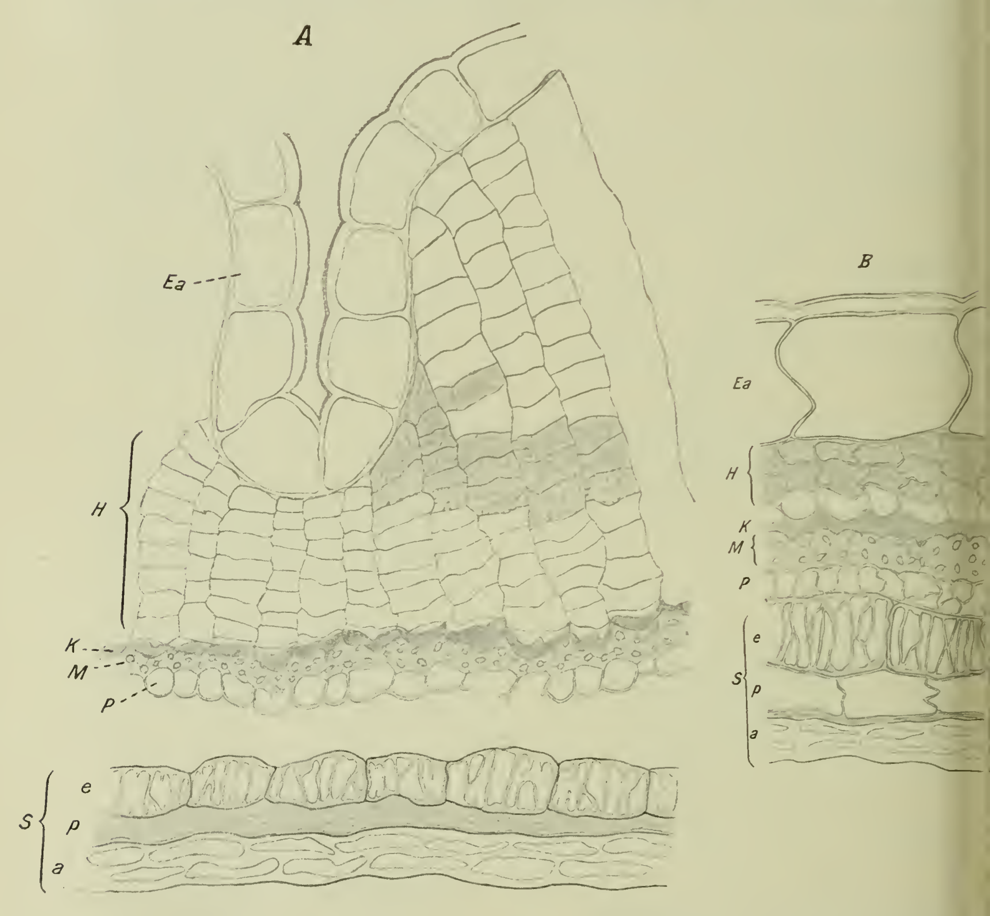


Fig. 5. *Ximenesia encelioides.* Querschnitt durch Frucht- und Samenschale der Randfrucht (*A*) und der Scheibenfrucht (*B*). In *A* hat sich die Samenschale von der Fruchtschale abgelöst. Vergr. 275.

der durch zwei größere Bündel in den Kanten und je ein kleineres auf der Mitte der Ober- und Unterseite verstärkt ist. Der Mantel der Randfrucht ist etwas stärker als der der Scheibenfrucht.

Die Kohleschicht ist stark entwickelt; sie bildet einen allseits geschlossenen siebartig durchlöcherten Mantel und trennt im reifen Samen das Hypoderma mit der Epidermis von den übrigen Zellschichten vollständig los.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	unbehaart	behaart
Hypoderma	mächtig und unregelmäßig entwickelt	mäßig und gleichmäßig entwickelt
Kohleschicht	auch in dem Hypoderma auftretend	nicht im Hypoderma auftretend
Mech. Gewebe	2—4-schichtiger Mantel	2—3-schichtiger Mantel

Die kohleähnliche Masse erfaßt mitunter auch noch die Mittellamelle der ersten Hypodermalzellen, besonders der Randfrüchte; bei diesen fand ich sie auch noch in den zweiten und dritten Tangentialwänden, was Hanausek (8, S. 115) gerade bei dieser Spezies nicht beobachtet hat.

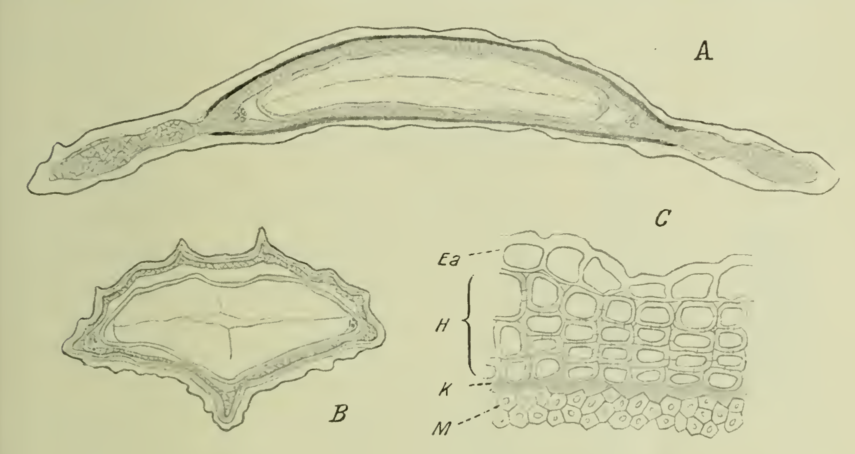


Fig. 6. *Synedrella nodiflora.* Schematischer Querschnitt durch die Rand- (*A*) und Scheibenfrucht (*B*). Vergr. 30; *C* Teil eines Querschnittes durch die Scheibenfrucht (Rückenseite). Vergr. 275.

Auf dem Vorhandensein der Kohleschicht beruht die schwarzgraue Farbe der Früchte. Die weißlichgelben Flecke der Randfrucht rühren von dem in den dicken Hypodermabuckeln reflektierten Licht her.

Außer den angeführten fand ich keine Unterschiede in den beiden Fruchtformen; erwähnenswert ist aber noch, daß die Epidermis der Samenschale mit ihren großen, netzförmig verdickten Zellen dazu befähigt ist, zum Schutze des Embryos mitzuwirken.

7. Synedrella nodiflora.

Beschreibung und Abbildung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 53).

Scheibenfrucht länglich, mehrkantig, mit drei Borsten am oberen Ende; Randfrüchte kürzer und breiter, flach, von einem zerschlitzten Flügel umgeben.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	ohne Doppelhaare	mit Doppelhaaren
Hypoderma	außer in den Flügeln schlecht entwickelt	stark entwickelt und verholzt
Mech. Gewebe	dringt weit in die Flügel vor	einfacher Mantel, nur wenig in die Kanten vordringend
Kohleschicht	in den Flügeln unterbrochen	kontinuierlich

Einzelne Epidermiszellen der zerschlitzten Flügel der Randfrucht sowie der Borsten der Scheibenfrucht sind zu stachelartigen Papillen ausgewachsen. Außerdem tragen die Scheibenfrüchte auf ihrer Oberfläche zerstreut noch Doppelhaare. Die Epidermis der Randfrucht kollabiert bei der Reife mit dem 2—4-schichtigen, ganz dünnwandigen Hypoderma. Im Flügel dagegen ist das Hypoderma zu einem Luftgewebe ausgebildet, oft nur auf dem Rücken der Frucht. Bei den Scheibenfrüchten bildet das Hypoderma besonders auf der Unterseite Buckel aus getüpfelten und verholzten Zellen. Die innersten Zellen werden besonders stark verdickt und erhalten dadurch sklereidalen Charakter. Die kohleähnliche Masse findet man auch zwischen diesen Zellen.

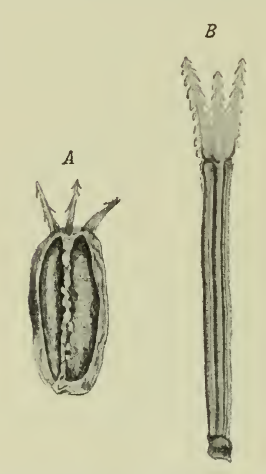


Fig. 7. *Heterospermum Xanthii.* *A* Randfrucht, *B* Scheibenfrucht. Vergr. 4.

Das eigentliche mechanische Gewebe besteht aus einem 1—3-schichtigen Bastfasermantel, der durch zwei Faserbündel verstärkt wird, die bei der Randfrucht besonders breit sind und sich ungewöhnlicherweise bis in den äußersten Rand der Flügel erstrecken. Durch diese breiten Bündel wird die Kohleschicht der Randfrüchte unterbrochen.

8. Heterospermum Xanthii.

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 56).

Scheibenfrucht langgestreckt, vierkantig, ungeflügelt, mit drei Grannen; Randfrucht kurzgedrungen, konkav, mit schmalem Flugsaum und einer Höckerreihe auf der Mitte der Konkavseite, am oberen Ende ebenfalls drei Grannen.

Das im allgemeinen nur schwach entwickelte Hypoderma bildet in den Flügeln der Randfrucht großzelliges, getüpfeltes Luftgewebe, bei der Scheibenfrucht kleine Höcker. Das mechanische Gewebe der Randfrucht besteht aus einem 2—3-schichtigen, gleichmäßigen Bastfasermantel, der sich in den Flügeln zu starken Bündeln vereinigt. Das mechanische Gewebe der Schei-

benfrucht setzt sich aus vielen breiten Platten zusammen, zwischen denen das Hypoderma mit dem Parenchym der Fruchtschale in Verbindung steht. Da die Kohleschicht nur in Begleitung des mechanischen Gewebes auftritt, so ist sie in den Scheibenfrüchten unterbrochen, greift aber radial um die Bastfaserplatten herum; in der Randfrucht wird sie nur durch die Flügel und die ventrale Höckerreihe unterbrochen, geht aber auf dem Rücken weiter nach dem Rande hin als auf der Bauchseite.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Ep. d. Fr.	Außenwände glatt	Außenwände vorgewölbt
Hypoderma	1—2-schichtig, gleichmäßig, Luftgewebe im Flügel	1—2-schichtig, kleine Höcker bildend
Mech. Gewebe	solider Mantel, dazu Bündel	Mantel unterbrochen, keine Bündel
Kohleschicht	gleichmäßig	in mehrere Platten zerlegt

Die Versuche, eine verschiedene Durchlässigkeit der beiden Fruchtschalen festzustellen, führten zu keinem Ergebnis.

9. Achryachaena mollis.

Beschreibung und Abbildung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 67).

Scheibenfrüchte 1 cm lang, keulenförmig, mit zehn Längsrippen versehen, dunkelschwarz gefärbt, Pappus aus zwei alternierenden Quirlen mit je fünf Schuppen; Randfrucht der Scheibenfrucht ähnlich, doch ohne Pappus.

Die Unterschiede sind nur äußere. Die Randfrüchte werden von einem Hüllblatt umschlossen und besitzen keinen Pappus. Die Scheibenfrucht ist ganz mit stacheligen Doppelhaaren besetzt, die durch Schwellpolster bewegt werden können (Fig. 8*B*). Bei den Randfrüchten findet man diese Doppelhaare nur an der der Mitte des Köpfchens zugewandten Seite, an anderen Stellen nur vereinzelt.

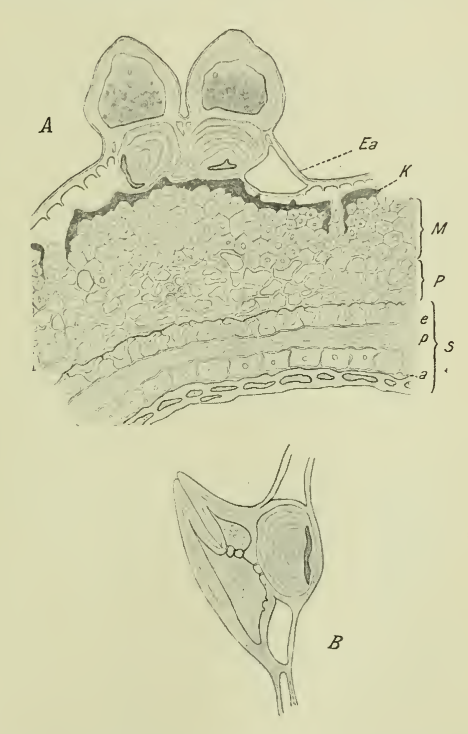


Fig. 8. *Achryachaena mollis.* *A* Querschnitt durch die Frucht- und Samenschale der reifen Scheibenfrucht; *B* Längsschnitt durch ein Doppelhaar. Vergr. 135.

Die im unreifen Stadium radial gestreckten, großen Hypodermazellen werden samt den Innenwänden der Epidermis bei der Reife aufgelöst (Fig. 8 *A*).

Das mechanische Gewebe setzt sich aus zehn breiteren und dickeren und zehn dazwischenliegenden schmälern und dünnern Bastfaserplatten zusammen. Die Kohleschicht greift radial um diese Platten herum.

Die Epidermiszellen der Samenschale haben Becherform. Alle Wände mit Ausnahme der äußeren verdicken sich stark, die radialen biegen sich dazu noch nach außen um; so entstehen große Interzellularen (Fig. 8 *Ae*).

10. Chrysanthemum Myconis.

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 72).

Scheibenfrüchte walzig, etwas gebogen, nach der Basis verjüngt, mit zehn Längsrippen, 2—4 mm lang, 1—2 mm dick. Randfrüchte genau so, nur erste und fünfte Rippe in einen breiten Flügel ausgewachsen (vergl. Fig. 9 *A* mit *B*).

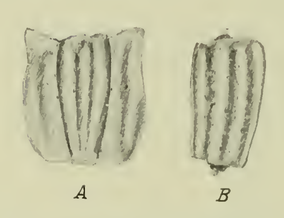


Fig. 9. *Chrysanthemum Myconis.* *A* Randfrucht, *B* Scheibenfrucht. Vergr. 4.

Anatomisch sind die beiden Fruchtformen nicht verschieden. Auf den Rippen sind die Epidermiszellen kleinlumig, die Außenwände stark verdickt; die Zellen führen reichlich Kalziumoxalatkristalle, besonders die in den Tälern. Hier sind auch zahlreiche Drüsen inseriert. Das Hypoderma, zunächst parenchymatisch, verdickt seine Zellen bis zur Reife und hat dann den Charakter von Steinzellen. Nur in der äußersten, unter der Epidermis gelegenen Zellreihe bleiben die Wände verhältnismäßig dünn, die Lumina daher sehr groß, so daß diese Zellreihe auf dem Querschnitt als eine helle Linie erscheint. Den Abschluß der Fruchtschale bildet eine Reihe kleiner, dünnwandiger verholzter Zellen.

Die Samenschalen sind ebenfalls gleich gebaut.

11. Chrysanthemum coronarium.

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 70).

Scheibenfrucht 1—2 mm lang, sich nach der Basis verjüngend, rundlich mit Längsrippen, oft mit schmalem Flügel; Randfrucht breiter, dreieckig, drei Rippen in einen Flugsaum ausgewachsen, der sich nach der Basis zu verschmälert.

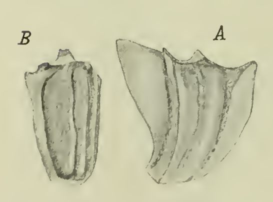


Fig. 10. *Chrysanthemum coronarium.* *A* Randfrucht, *B* Scheibenfrucht. Vergr. 4.

Über die Scheibenfrucht ziehen sich mehrere tiefe Längsfurchen. In diesen stehen vielzellige Drüsen, die man an der reifen Frucht schon mit bloßem Auge als helle Tupfen erkennt. An der Randfrucht sind diese Furchen kaum vorhanden, statt dessen sind drei Rippen in breite Flügel ausgewachsen. Die Drüsen fehlen jedoch auch hier nicht. Wegen der tiefen Furchen ist das me-

chanische Gewebe der Scheibenfrucht ungleichmäßig dick, dazu im ganzen etwas schwächer als bei der Randfrucht. Die Flügel der Randfrucht enthalten im Gegensatz zu *Chrys. Myc.* Luftgewebe.

Die Samenschalen sind wiederum gleich gebaut.

12. Chardinia xeranthemoides.

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 78).

Scheibenfrucht rübenförmig, mit zahlreichen Längsrippen, am Grunde fein behaart, am oberen Ende mit Pappus aus zehn Schuppen; Randfrucht ebenso lang, plattgedrückt, glatt, an den Seiten mit gezähntem Flügel, ventraler Mittelrippe, ohne Pappus.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	Außenwände gleichmäßig dick	Außenwände ungleichmäßig verdickt
Hypoderma	2—4-schichtig, verholzt	nur zwischen den mechanischen Bündeln ausgebildet, unverholzt
Mech. Gewebe	geschlossener Mantel	isolierte Bündel

Die verdickten Außenwände der tafeligen Epidermiszellen sind bei den Randfrüchten gleichmäßig dick, bei den Scheibenfrüchten dagegen ungleichmäßig, so daß die äußere Kontur auf dem Querschnitt eine Wellenlinie darstellt (Fig. 11 *D*). Das Hypoderma der Randfrucht ist 2—3-schichtig, netzförmig verdickt und verholzt. Es erstreckt sich ununterbrochen über die Rücken- und Bauchseite der Frucht mit Ausnahme der Flügel. Das mechanische Gewebe der Randfrucht besteht aus einem 2—4-schichtigen Bastfasermantel. Im Flügel verlaufen die äußern Fasern parallel zur Längsachse der Frucht, die innern dagegen mehr oder weniger senkrecht dazu.

Das mechanische Gewebe der Scheibenfrucht wird von vielen, bis zu zwanzig, isolierten Bastfaserbündeln gebildet, die bis unter die Epidermis reichen. Die Bündel sind durch hypodermales, dünnwandiges Gewebe verbunden, dessen Wände bei der Reife reißen, wodurch schizogene Hohlräume entstehen. Die Epidermis senkt sich dann zwischen die Bastfaserbündel ein; infolgedessen treten die Rippen scharf hervor. Sehr oft findet man innerhalb des hypodermalen Gewebes einzelne Bastfasern oder kleine Gruppen (Fig. 11 *D*). In jeder Rippe der Scheibenfrucht verläuft ein Gefäßbündel; die Randfrucht besitzt ihrer nur drei.

Die Epidermis der Samenschale ist in beiden Fruchtformen gleich, aber besonders stark ausgebildet. Die Zellen sind sklereidal, verholzt, von Tüpfelkanälen durchbohrt, radial gestreckt und etwas schief gestellt. (Fig. 11 *C* und *D*.)

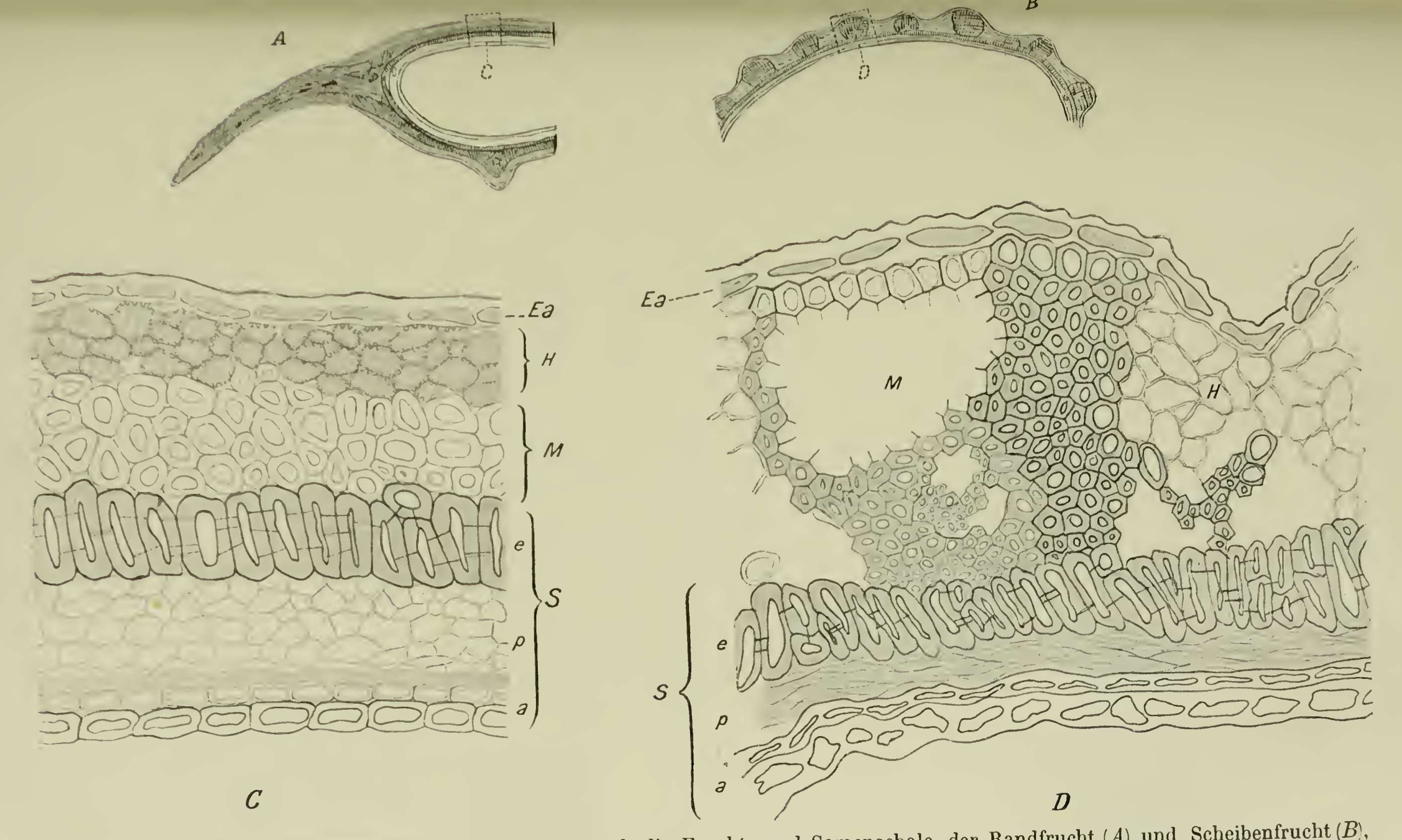


Fig. 11. *Chardinia xeranthemoides.* Querschnitte durch die Frucht- und Samenschale der Randfrucht (*A*) und Scheibenfrucht (*B*), schematisiert, Vergr. 15, *C* Randfrucht, *D* Scheibenfrucht, Vergr. 275. — *B* stammt aus dem oberen Drittel der Frucht, *C* ist ein jüngeres Entwicklungsstadium als *D*.

Das Dickenverhältnis der Fruchtschalen der beiden Formen ist folgendes:

$$\begin{matrix} & E_a & & H & & M & & \\ \text{Scheibenfrucht} & 1 & + & 0 & + & 5{,}5 & & 6{,}5 \\ \hline \text{Randfrucht} & 1 & + & \left.\begin{matrix}1\\1{,}5\end{matrix}\right\} & + & \left.\begin{matrix}1{,}5\\1\end{matrix}\right\} & = & 3{,}5 \end{matrix}$$

Die Basis der Scheibenfrüchte trägt ein Büschel von Doppelhaaren, die auf Gelenkpolstern sitzen. Einzelne Zellen der Pappusschuppen wachsen zu dickwandigen, ungleich dicken Haaren aus.

13. Calendula eriocarpa.

Beschreibung und Abbildung der drei Hauptfruchtformen bei Becker (2, S. 81).

Hakenfrucht rundlich, stark gebogen, auf dem Rücken mit spitzen Stacheln oder Kämmen, lang geschnäbelt; Flugfrüchte durch an den Seiten ausgewachsene, ausgehöhlte Flügel schalenförmig, Mitte der Bauchseite zu einer Rippe ausgewachsen, glatt; Larvenfrüchte am kleinsten, am stärksten gekrümmt, ungeflügelt, Rückenseite ring- oder wellenförmig gefaltet.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Hakenfrüchte	Flugfrüchte	Larvenfrüchte
Ep. d. Fr.	—	—	—
Hypoderma	Retortenzellen und Parenchym mäßig entwickelt	Retortenzellen sehr groß; Parenchym mäßig, stark in Flügeln und Rippe	Retortenzellen klein; Parenchym stark ausgebildet
Mech. Gewebe	sehr stark	stark	schwach
Samenschale	dicker als bei den beiden anderen Formen	—	—

Die Epidermis ist in allen Formen gleich; die Haken- und Flugfrüchte sind mit mehrzelligen Haaren und Drüsen besetzt, die man bei den Larvenfrüchten nur spärlich findet. Das Hypoderma ist differenziert in eine äußere Zellreihe aus sogenannten Retortenzellen (R) und in ein inneres parenchymatisches Gewebe. Die Retortenzellen sind am größten und zahlreichsten in der Flugfrucht. Sie lassen sehr große Hohlräume zwischen sich. Die Hakenfrucht besitzt nur auf der konvexen, der nach dem Köpfchenrand sehenden Seite Retortenzellen, die Larvenfrucht zwar über die ganze Oberfläche; sie sind aber hier sehr klein. Das parenchymatische Gewebe bildet die großen Flügel und die ventrale Rippe der Flugfrüchte. Es ist großzellig, dünnwandig, verholzt und getüpfelt. Die mehr oder minder großen Leisten und Höcker der Hakenfrüchte werden von ebensolchem Parenchym gebildet. Auf der konkaven Seite ist dieses Gewebe kleinzelliger und dickwandiger. Bei der Larvenfrucht haben wir einen zusammenhängenden Mantel von verholztem Parenchym. Auf dem Rücken ist er am dicksten und bildet

infolge lokaler Wucherungen jene Wulste und Falten, die der Frucht das larvenähnliche Aussehen geben. Das verholzte Parenchym der Larvenfrüchte ergänzt den an und für sich dünnen mechanischen Bastfasermantel.

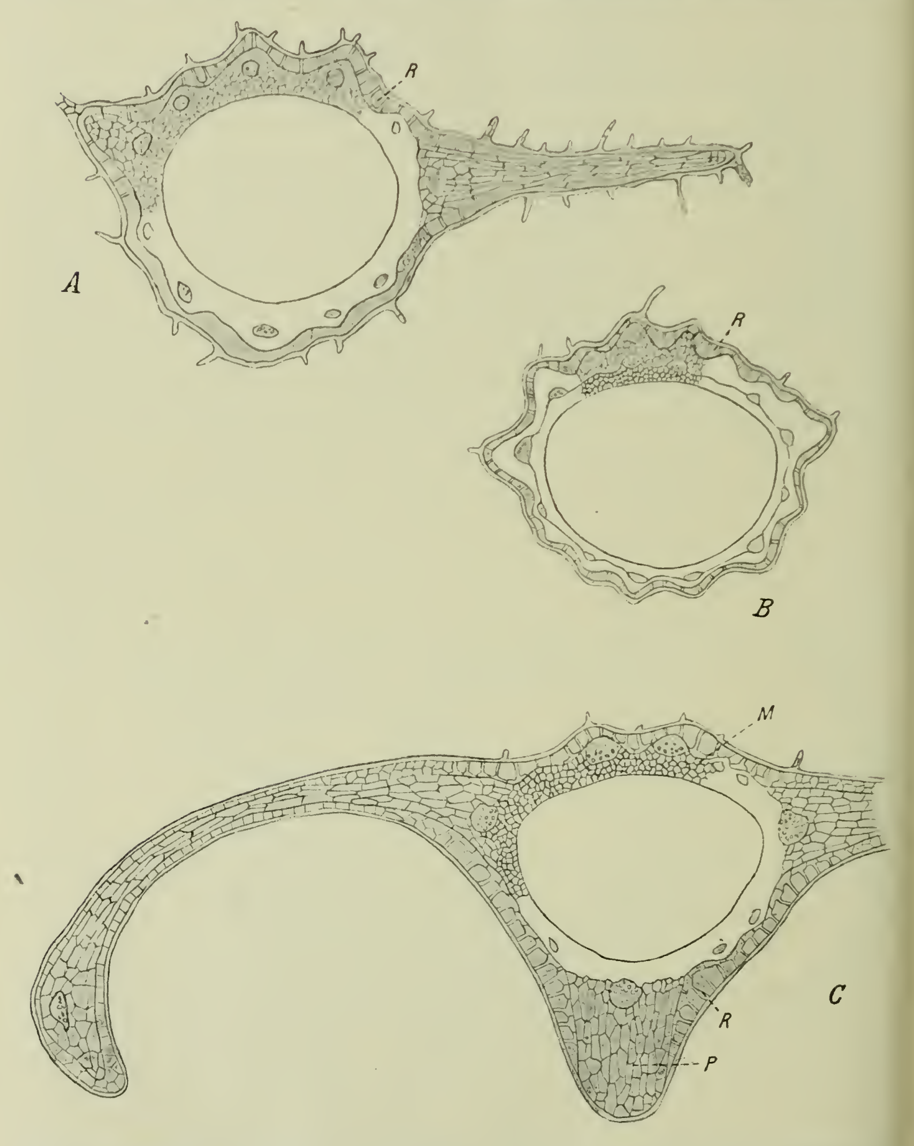


Fig. 12. *Calendula eriocarpa.* Querschnitte durch die Fruchtschale der Hakenfrucht (*A*), Larvenfrucht (*B*), Flugfrucht (*C*). Vergr. 12.

Dieser ist am dicksten in den Hakenfrüchten, etwas geringer in den Flugfrüchten.

Wie die drei beschriebenen Fruchtformen äußerlich durch zahlreiche

Zwischenformen miteinander verbunden sind, so finden auch im anatomischen Bau Übergänge von einer Fruchtform zur andern statt.

Die Samen, die lose in der Fruchtschale liegen, sind verschieden groß und schwer. Das Durchschnittsgewicht aus je 50 Stück in Milligramm ist:

$$L : F : H = 3 : 5{,}5 : 7.$$

Die gleichgebaute Samenschale ist bei den Hakenfrüchten dicker als bei den Flugfrüchten und bei diesen stärker als bei den Larvenfrüchten.

14. Hyoseris scabra.

[Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., Teil IV, Abt. 5, S. 358.]

Drei Fruchtformen. In den wenigblütigen Köpfchen stehen zu äußerst, von einem Hüllblatt umgeben, die etwas gebogenen, schwach keulenförmigen, längsgerippten, 8 mm langen Randfrüchte. Der Pappus wird von kurzen Schüppchen gebildet. Dann folgen breit geflügelte, flachkahnförmige, ebenso lange Früchte mit einem aus langen Schuppen gebildeten Pappus. Zu innerst stehen die dünnen, vierkantigen, 10—12 mm langen Scheibenfrüchte mit ähnlichem Pappus.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Geflügelte Frucht	Scheibenfrucht
Ep. d. Fr.	schwach stachelig	stark stachelig	schwach stachelig
Hypoderma	nach außen prosenchymatisch, stark verdickte Wände, nach innen parenchymatisch mit dünneren Wänden; Tüpfelung verschieden	nur in den Flügeln; als Luftgewebe ausgebildet	nur parenchymatisch; stark entwickelt
Mech. Gewebe	geschlossener Mantel, 3—5-schichtig, 5 Rippen	geschlossener Mantel, 3—4-schichtig, 5 kleinere Rippen	Mantel einschichtig, an 4—5 Stellen unterbrochen, viele kleine Rippen, die äußerlich nicht sichtbar sind
Ep. d. Sa.	große Zellen, innere Wand verdickt, verholzt	kleinere Zellen, unverholzt	

Die Fruchtschale der Randfrucht ist auf der freien Seite etwas dicker als auf der durch das Hüllblatt geschützten; der Grund dafür liegt in einer etwas stärkeren Entwicklung des hypodermalen und mechanischen Gewebes (Fig. 13 *A*). Die Epidermiszellen sind zum Teil in lange Stacheln ausgewachsen, auf denen wieder feine Kutikularhöckerchen sitzen. Die Randfrüchte tragen diese Stacheln nur auf der freien Innenseite; bei den geflügelten Früchten und den Scheibenfrüchten finden wir sie überall, aber bei letzteren weniger zahlreich.

Das Hypoderma der Randfrüchte ist stark entwickelt; es ist differenziert in äußere prosenchymatische Zellen mit verdickten Wänden, rundem Lumen und schräger, streifiger Tüpfelung, und in innere größere, parenchymatische Elemente mit zierlich gitterförmigen Wandverdickungen. Vereinzelte Zellen der äußeren Gewebeschicht sind besonders stark verdickt

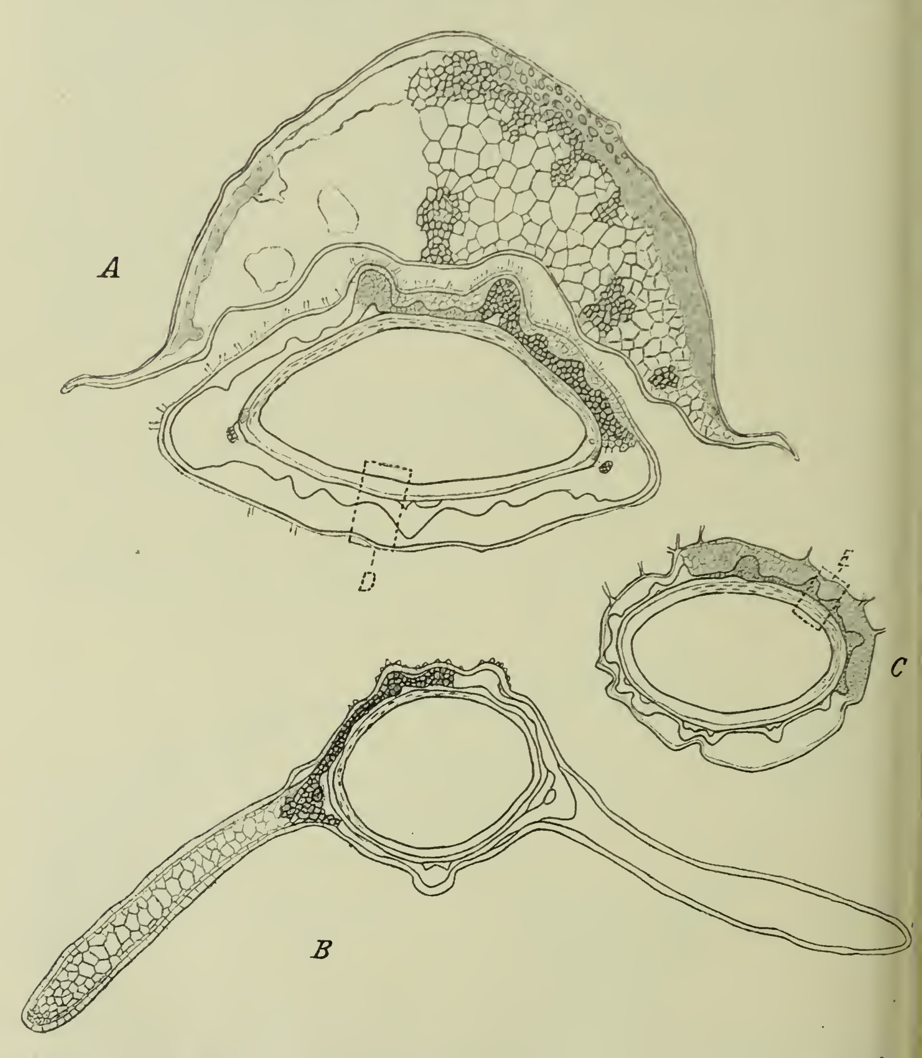


Fig. 13 a. *Hyoseris scabra.* Querschnitte durch die Frucht- und Samenschale der Randfrucht mit Hüllblatt (*A*), der geflügelten Frucht (*B*), der Scheibenfrucht (*C*). Vergr. 30. Desgl. Fig. 13 b bei 180facher Vergrößerung durch die Randfrucht (*D*) und die Scheibenfrucht (*E*). — *D* und *E* sind kombiniert, da die Samenschalen ein jüngeres Entwicklungsstadium darstellen als die Fruchtschalen.

(Fig. 13 *D*). Bei den geflügelten Früchten beschränkt sich das Vorkommen des Hypoderma fast nur auf die Flügel. Dort liegt unter der Epidermis

eine Reihe prosenchymatischer Zellen, die im äußersten Rande aber ein solides Bündel bilden. Das übrige Gewebe besteht aus großen parenchymatischen, dünnwandigen, verholzten Zellen mit jenen schon erwähnten zierlich gitterförmigen Wandverdickungen. Bei den Scheibenfrüchten endlich wird nur parenchymatisches Gewebe ausgebildet. Dies geschieht zwischen den Rippen stärker als über denselben; deshalb bleibt trotz der vielen mechanischen Bündelchen die Oberfläche glatt. An mehreren, meistens vier Stellen entstehen im Hypoderma der Scheibenfrucht beim Reifen schizogene Hohlräume, über denen die Epidermis einfällt. Infolgedessen besitzt die reife Frucht dennoch wenige stumpfe Kanten (Fig. 13 *C*).

Der Bastfasermantel der Randfrucht ist geschlossen, 3—5 Zellschichten dick und durch fünf größere Rippen verstärkt. In der geflügelten Frucht ist der Fasermantel ebenfalls geschlossen und durch fünf Rippen verstärkt; es sind aber weniger Zellschichten vorhanden, außerdem sind die einzelnen Zellen kleiner. In den Scheibenfrüchten ist an jenen Stellen, wo das Hypoderma zerreißt, auch das mechanische Gewebe unterbrochen. Es setzt sich aus vielen kleinen Faserbündelchen zusammen, die durch einen einschichtigen Bastfasermantel verbunden sind. Die Zellen sind aber größer als in der geflügelten Frucht (Fig. 13 *E*). Den Abschluß der Fruchtschale bildet eine Reihe dünnwandiger unverholzter Zellen, die sich nur in der Randfrucht vollständig erhält.

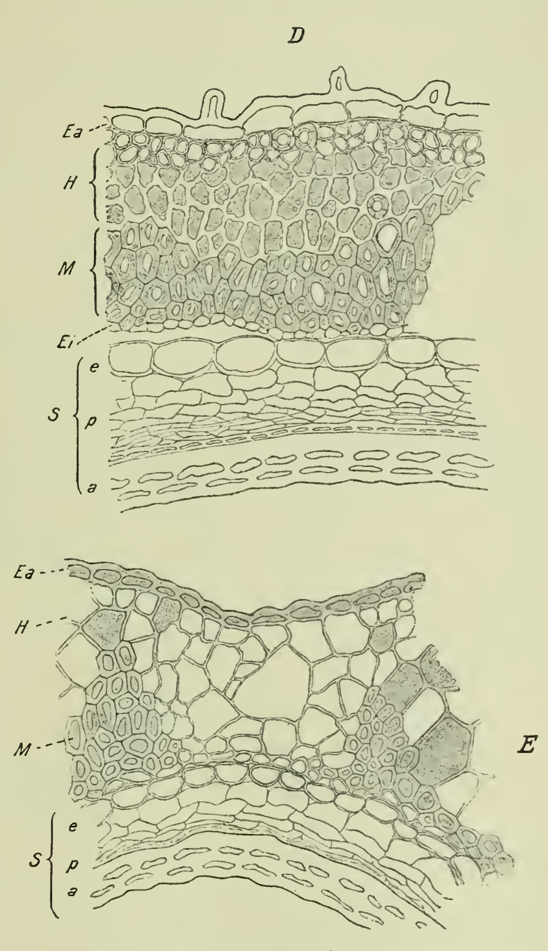


Fig. 13b. Erklärung siehe Fig. 13a.

Die Epidermiszellen der Samenschale sind in der Randfrucht größer und stärker als in den beiden anderen Fruchtformen. Die Innenwände sind bei dieser stärker verdickt und zeigen Holzreaktion.

15. **Zacyntha verrucosa.**

Beschreibung und Abbildung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 91).

Scheibenfrucht ovalrund, längsgerippt, etwas gebogen, an beiden Enden zugespitzt, Pappus von leicht abfallenden Borsten gebildet; Randfrucht seitlich zusammengedrückt, nicht gerippt, ohne Pappus, von drei Seiten fest in ein Hüllblatt eingeschlossen.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Ep. d. Fr.	dünnwandig, Außenwände glatt	Außenwände verdickt, Zellen in Stacheln ausgezogen
Hypoderma	zusammenhängend, innerhalb der Braktee vom Parenchym der Fruchtschale nicht trennbar	nur zwischen den mechanischen Bündeln
Mech. Gewebe	innerhalb der Braktee nicht vorhanden, außerhalb breiter, dicker Belag	zahlreiche starke isolierte Bastfaserbündel

Die Epidermiszellen der Scheibenfrucht haben stark verdickte Außenwände und sind in stachelartige Papillen ausgezogen, die dachziegelartig

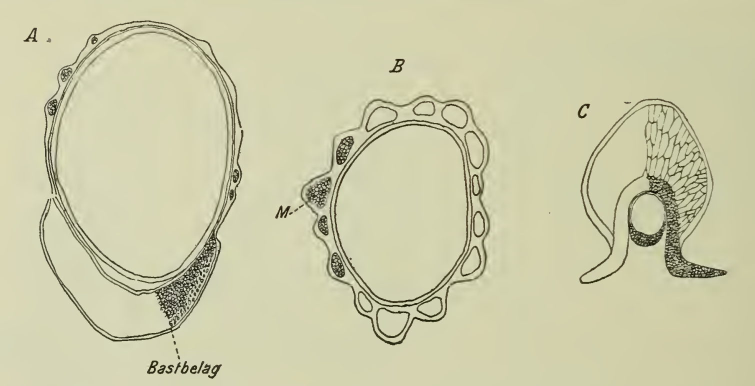


Fig. 14. *Zacyntha verrucosa.* Schematische Querschnitte durch die Rand- (*A*) und Scheibenfrucht (*B*). Vergr. ca. 35. *C* Randfrucht mit Hüllblatt quergeschnitten.

übereinandergreifen. Das unverholzte Hypoderma steht mit dem Parenchym der Fruchtschale in Verbindung und stellt Brücken zwischen den Bastfaserbündeln her. Diese reichen bis unter die Epidermis; die äußersten Bastfaserzellen sind weniger stark verdickt. Vom Parenchym der Fruchtschale bleiben nur ein bis zwei Zellschichten erhalten.

Die Zahl der Randfrüchte im Köpfchen ist konstant und beträgt acht. Sie sind auf drei Seiten von einem Hüllblatt eingeschlossen (Fig. 14 *C*). Dies hat die mechanische Funktion der Fruchtschale zum größten Teil

übernommen. Die Epidermiszellen der Randfrucht sind dünnwandig und nicht papillös; jedoch trägt die freie Innenseite der Frucht einen Schopf langer, einzelliger Haare. Epidermis und Parenchym der Fruchtschale sind in dem Hüllblatt bis auf eine Zellschicht reduziert. Außer ganz vereinzelten, winzigen Faserbündelchen befinden sich innerhalb der Braktee keine mechanischen Elemente; die freie Seite dagegen wird von einem dicken, halbmondförmigen Bastfaserbelag geschützt. Das zerdrückte Parenchym erkennt man nur als eine dünne Linie.

Im Bau der Samenschalen, die eng mit den Fruchtschalen verbunden sind, zeigt sich kein Unterschied.

16. Rhagadiolus stellatus.

Beschreibung und Abbildung der Fruchtformen bei Becker (2, S. 94).

Randfrucht gerade gestreckt, in ein Hüllblatt eingeschlossen; Scheibenfrüchte mehr oder weniger gekrümmt, ohne Hüllblatt.

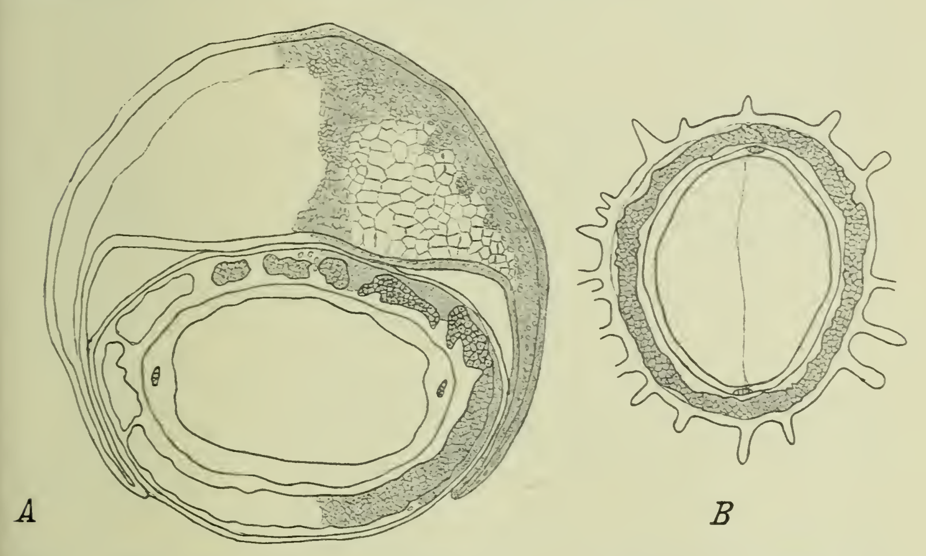


Fig. 15. *Rhagadiolus stellatus.* Querschnitt durch die Randfrucht mit Hüllblatt (*A*) und die Scheibenfrucht (*B*). Halbschematisch. Vergr. 30.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrüchte
Epid. d. Fr.	glatt	behaart
Hypoderma	gut entwickelt, großzellig	nicht stark ausgebildet, kleinzellig
Mech. Gewebe	Mantel dicker, innerhalb der Braktee in einzelne Bündel aufgelöst	Mantel ununterbrochen, dünner

Es gibt verschiedene Formen der Scheibenfrüchte; diese unterscheiden sich aber im anatomischen Bau nicht.

Die Randfrucht ist von einem Hüllblatt umgeben. Die Frucht paßt so vorzüglich in die Hülle, daß man nur bei näherem Zusehen die Doppelnatur des auf dem Querschnitt kreisrunden Gebildes erkennt (Fig. 15 *A*).

Die Epidermis der Randfrucht ist glatt; zahlreiche Oberhautzellen der Scheibenfrüchte wachsen zu großen, keulenförmigen Haaren aus. Das Hypoderma ist ein- bis zweischichtig. Bei der Randfrucht sind die Zellen desselben größer und stärker, sie dringen noch zwischen die Bastfaserbündel ein und stehen mit dem Parenchym der Fruchtschale in Verbindung. Der mechanische Mantel der Randfrucht ist infolge einer größeren Anzahl von Zellreihen und der größeren Dicke der einzelnen Elemente stärker als derjenige der Scheibenfrüchte. Innerhalb des Hüllblattes ist er aber in unregelmäßige Bündel aufgelöst. Das Parenchym der Fruchtschale ist in der Randfrucht ebenfalls stärker entwickelt als in den Scheibenfrüchten. Im Bau der Samenschale konnte bei den verschiedenen Fruchtformen kein Unterschied festgestellt werden.

17. Hedypnois cretica.

Beschreibung der Fruchtformen bei Becker (2, S. 95).

Scheibenfrüchte gerade, längsgerippt, mit einem zweireihigen, aus Schuppen und Borsten bestehenden Pappus; Randfrüchte schwach gekrümmt, mit krönchenförmigem Pappus, die äußersten von einem Hüllblatt umgeben.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht mit Hüllblatt	Randfrucht ohne Hüllblatt	Scheibenfrucht
Hypoderma	ein- bis dreischichtig		einschichtig
Mech. Gewebe	Mantel ungleichmäßig dick	Mantel gleichmäßig dick	Mantel dünner als bei den Randfrüchten
Samenschale	Zellen bei den Randfrüchten größer und stärker als bei der Scheibenfrucht		

Die zweierlei Randfrüchte unterscheiden sich nur dadurch, daß der mechanische Mantel bei der Randfrucht mit Hüllblatt ungleich dick ist, aber lange nicht so auffällig wie bei *Zacyntha verrucosa*.

Die Epidermiszellen stehen in Querreihen; die oberen Enden der Zellen sind in Spitzen ausgewachsen, die die Basis der nächst höheren Reihen überragen. Diese Spitzen sind bei den Randfrüchten länger als bei den Scheibenfrüchten. Das mechanische Gewebe ist außen wellig abgegrenzt und reicht meist bis unter die Epidermis. Die so entstehenden Täler werden vom Hypoderma ausgefüllt, das bei den Scheibenfrüchten einreihig, bei den Randfrüchten zwei- und mehrreihig ist. Ebenso besteht der Bastfasermantel bei ersteren aus 3—4, bei letzteren aus 5—7 Zellschichten.

Die Zellen der Samenschale sind im ganzen bei den Randfrüchten größer und stärker als bei den Scheibenfrüchten. Die Parenchymzellen der Samenschale führen Kalziumoxalatkristalle.

18. Hypochoeris glabra.

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 96).

Früchte 3—4 mm lang, rund, mit zahlreichen Längsrippen auf der Oberfläche, am unteren Ende spitz. Scheibenfrüchte lang geschnäbelt, Pappus aus einer Reihe federiger Borsten. Randfrüchte ungeschnäbelt, Pappusstrahlen am Grunde durch durcheinandergewirrte Haare verbunden.

Die Fruchtformen unterscheiden sich anatomisch überhaupt nicht. Auffallend ist bei diesen Früchten das Fehlen des Hypoderma.

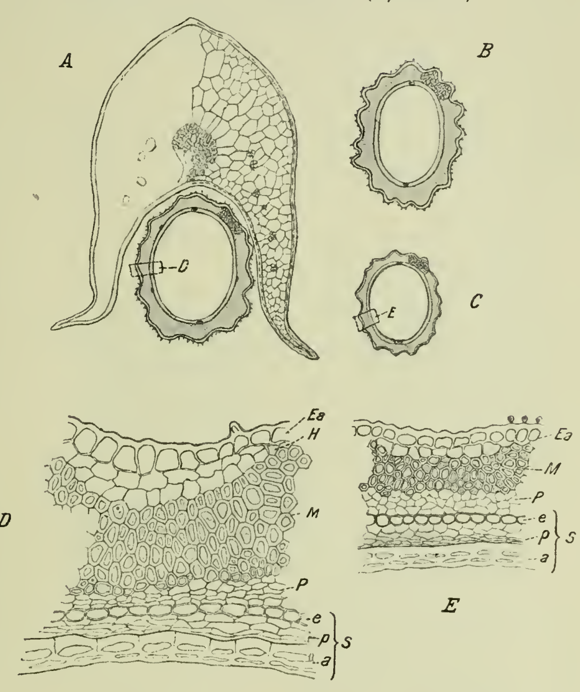


Fig. 16. *Hedypnois cretica.* Querschnitte durch die Randfrucht mit Hüllblatt (*A*), ohne Hüllblatt (*B* und die Scheibenfrucht (*C*). Vergr. 15. — Randfrucht *D* und Scheibenfrucht *E* beide noch nicht ganz reif. Vergr. 135.

19. Thrincia hirta.

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 97).

Scheibenfrüchte dünn, längsgerippt, langgeschnäbelt, mit starkem, federigem Pappus; Randfrüchte dick, gekrümmt, ungeschnäbelt, mit krönchenartigem Pappus.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	glatt mit Ausnahme der konkaven Seite	stachelig
Hypoderma	geschlossener Mantel, 1—9 Zellreihen	kein geschlossener Mantel, an einzelnen Stellen einschichtig
Mech. Gewebe	Mantel vielschichtig, große Zellen	weniger Schichten, kleinere Zellen
Parench. d. Fr.	mehrschichtig	ein- oder zweischichtig

Die Epidermiszellen der Scheibenfrucht sind alle in stachelartige Papillen ausgewachsen; diese sind in der Mitte der Frucht am längsten. Die Randfrüchte sind nur auf der freien, konkaven Seite stachelig; die Stacheln liegen aber der Frucht ziemlich an und stehen weniger dicht. Auf den Rippen der Scheibenfrüchte sind die Epidermiszellen radial gestreckt und deshalb schmäler als in den Tälern; bei den Randfrüchten ist es umgekehrt, weil die Rippen der Scheibenfrüchte den Tälern der Randfrüchte entsprechen (Fig. 17).

In den Scheibenfrüchten geht das hypodermale Gewebe nicht über die Bastfaserrippen, sondern findet sich nur, eine Zellschicht stark, in den von diesen gebildeten Tälern. In den Randfrüchten ist es mächtig entwickelt, bildet einen geschlossenen Mantel. Dieser ist über den Bastfaserrippen meist zweischichtig, zwischen denselben aber 6—9-schichtig; er bedingt wegen seiner Mächtigkeit die äußerlich sichtbaren Rippen der Randfrüchte.

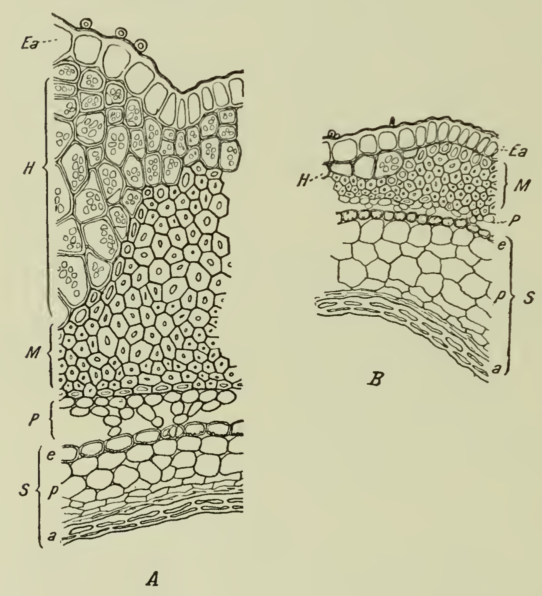


Fig. 17. *Thrincia hirta.* Querschnitte durch die Frucht- und Samenschale der Randfrucht (*A*) und der Scheibenfrucht (*B*). Vergr. 135.

Die hypodermalen Zellen sind besonders reich, aber grob getüpfelt und verholzt. Der mechanische Mantel besteht bei den Scheibenfrüchten aus 2—6, bei den Randfrüchten aus 5—15 Schichten.

Im anatomischen Bau der Samenschalen zeigt sich kein Unterschied. Die Epidermen sind netzförmig verdickt.

20. Geropogon glaber.

Beschreibung der verschiedenen Fruchtformen bei Becker (2, S. 99).

Scheibenfrucht dünn, mit kürzerem Schnabel und längerem Pappus aus etwa 30 Borsten, die in ihrem unteren Teil wieder lange Haare tragen; Randfrucht dick, mit längerem Schnabel und kürzerem Pappus aus 3—5 steifen, unbehaarten Borsten.

Die Fruchtschale der Randfrüchte ist mehr als doppelt so dick wie die der Scheibenfrüchte, weil alle einzelnen Gewebeschichten stärker ausgebildet sind; die Samenschalen der beiden Formen sind dagegen gleich dick.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Randfrucht	Scheibenfrucht
Epid. d. Fr.	Außenwände dick	Außenwände dünn
Hypoderma	6—9-schichtig	2—4-schichtig
Mech. Gewebe	8—12-schichtig	3—6-schichtig
Parench. d. Fr.	5—8-schichtig	2—5-schichtig

Im einzelnen zeigt sich nur in den Epidermiszellen der Fruchtschalen ein Unterschied. Bei der Randfrucht haben diese dickere Außenwände. Die Zellen greifen dachziegelartig übereinander. Bei den Scheibenfrüchten ist der überragende Teil lang und stumpf, bei den Randfrüchten kurz und spitz. Von der Fläche betrachtet sieht die Epidermis schuppig aus.

Die Epidermiszellen der Samenschalen sind netzförmig verdickt, die Wände der äußeren Parenchymzellen fein gestreift.

21. Barkhausia foetida.

[Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., IV. Teil, Abt. 5, S. 373.]

Randfrüchte 1 cm lang, etwas gebogen, in ein Hüllblatt eingeschlossen; Scheibenfrüchte bis 2 cm lang, gerade, in einen Schnabel ausgezogen, Pappus büschelig, etwas länger als bei den Randfrüchten.

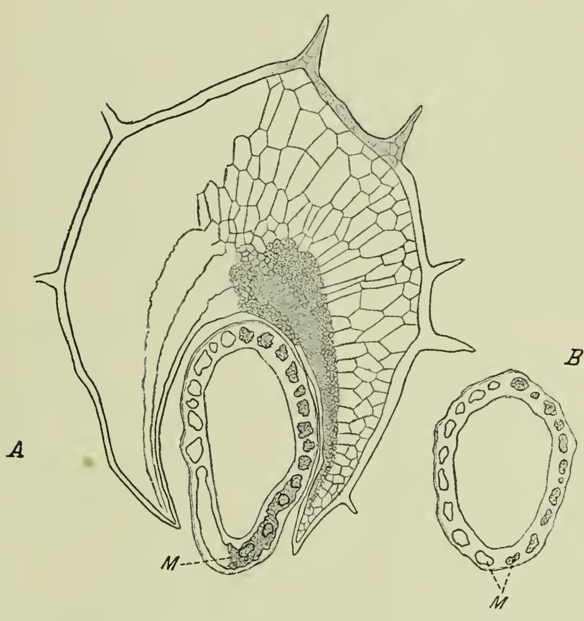


Fig. 18. *Barkhausia foetida.* Querschnitte durch die Randfrucht mit Hüllblatt (*A*) und die Scheibenfrucht (*B*). Vergr. 20.

Die Epidermiszellen sind nur bei der Randfrucht, und zwar nur an der freien Seite, in stachelähnliche Papillen ausgezogen. Das Hypoderma ist gleich ausgebildet. Das mechanische Gewebe besteht aus einzelnen Bastfaserbündeln; auf der vom Hüllblatt freigelassenen Seite der Randfrucht sind diese zu einer soliden Platte vereinigt, innerhalb deren sich einzelnen Bündeln entsprechende Stellen intensiver färben. Die Entwicklungsgeschichte gibt für diese Erscheinung keine Aufklärung. Im übrigen finden sich keine Unterschiede.

22. **Crepis rubra.**

Beschreibung der beiden Fruchtformen bei Becker (2, S. 100).

Früchte 5 mm lang, rund, mit zahlreichen Längsrippen und federigem Pappus. Scheibenfrüchte gerade und langgeschnäbelt; Randfrüchte mit kürzerem Schnabel und ein wenig gekrümmt.

Die beiden Fruchtformen sind auf den Rippen behaart, doch am stärksten die Randfrüchte auf der vom Hüllblatt freien Seite. Das mechanische Gewebe ist ebenso ausgebildet wie bei der nahe verwandten *Barkhausia foetida*, man bemerkt jedoch in dem soliden Teil des mechanischen Mantels keinen Unterschied in der Intensität der Färbung. Außer den genannten sind weiter keine Unterschiede vorhanden.

Zusammenfassung für die heterokarpen Kompositen.

1. Im allgemeinen sind die verschiedenartigen Früchte in ihrem anatomischen Bau deutlich verschieden, doch gibt es auch Ausnahmen, z. B. bei *Charieis heterophylla, Hypochoeris glabra.*

2. Die Fruchtschale der Randfrüchte ist im allgemeinen dicker als die der Scheibenfrüchte, doch gibt es auch hiervon Ausnahmen. So sind z. B. in den beiden Fruchtformen von *Barkhausia foetida, Hypochoeris glabra* die Fruchtschalen gleichdick, bei *Chardinia xeranthemoides* ist die der Scheibenfrucht mehr als doppelt so dick.

3. Im einzelnen zeigen sich die anatomischen Unterschiede hauptsächlich im Bau der Epidermis, des Hypoderma und des mechanischen Gewebes.

Die Epidermis ist bei beiderlei Früchten gleich gebaut bei *Chrysanthemum Myconis*, *Chrys. coronarium* und *Calendula eriocarpa*;

sie ist außen verdickt, in stachelige Papillen ausgezogen, mit Doppelhaaren besetzt entweder nur bei den Randfrüchten, wie z. B. bei *Dimorphotheca pluvialis, Dimorph. hybrida, Zinnia pauciflora* oder nur bei den Scheibenfrüchten, wie bei *Heterospermum Xanthii, Ximenesia encelioides, Rhagadiolus stellatus.* Tragen beide Formen solche stachelartigen Papillen oder Haare, so fehlen sie aber den von Hüllblättern eingeschlossenen Randfrüchten auf der geschützten Seite, z. B. bei *Achryachaena mollis.*

Das Hypoderma ist fast ausschließlich am besten in den Randfrüchten entwickelt. Oft sind die Zellen parenchymatisch, dünnwandig und verholzt, bilden ein sogenanntes Luftgewebe, vorzüglich in den Flügeln der Flugfrüchte, z. B. bei *Dimorphotheca, Calendula, Synedrella nodiflora, Hyoseris scabra*, in andern Fällen verdicken sich die Zellen stark, verholzen und übernehmen eine mechanische Funktion, z. B. bei *Chrysanthemum Myconis* und *coronarium*, der Scheibenfrucht von *Synedrella nodiflora*, oft auch wird das Hypoderma zerdrückt oder aufgelöst oder zerrissen, z. B. bei den glatten Früchten von *Synedrella*, bei *Achryachaena* und *Hyoseris*[1]).

1) Näheres über den Bau solcher Gewebe, die an die Verbreitung von Früchten und Samen angepaßt sind, findet man in einer Arbeit von v. Wahl (19).

Das mechanische Gewebe der Fruchtschale bildet den Hauptpunkt, in dem sich die verschiedenen Fruchtformen voneinander unterscheiden. Es ist am stärksten in den Randfrüchten entwickelt, doch gibt es auch hiervon Ausnahmen, wie z. B. bei *Chardinia xeranthemoides*; hier besteht außerdem noch der Unterschied, daß das mechanische Gewebe in der Randfrucht aus einem geschlossenen Mantel, bei den Scheibenfrüchten aus einzelnen Bündeln besteht. Einen sehr verschiedenen Einfluß üben die Hüllblätter auf die Ausbildung des mechanischen Gewebes aus. Während bei *Zacyntha verrucosa* mechanische Elemente innerhalb der Braktee fast ganz fehlen, ist der Bastfasermantel bei der hüllblattumgebenen Randfrucht von *Hedyp. cret.* auf der freien Seite nur etwas dicker. Die Scheibenfrucht von *Rhagadiolus stellatus* hat einen geschlossenen Bastfasermantel; in der Randfrucht ist derselbe innerhalb der Braktee in unregelmäßige Bündel aufgelöst; umgekehrt besteht das mechanische Gewebe in der Scheibenfrucht von *Crepis rubra* aus einzelnen Bündeln, in der Randfrucht sind dieselben aber auf der von dem Hüllblatt freien Seite zu einem breiten Belag vereinigt.

Die Struktur der Kohleschicht, soweit eine solche vorhanden ist, ist in den verschiedenen Formen einer Spezies dieselbe. Die kohleähnliche Masse kommt in engstem Zusammenhange mit dem Bastfasergewebe vor; ausnahmsweise findet sie sich auch im Hypoderma, z. B. bei *Ximenesia encelioides.* In geflügelten Früchten wird die Kohleschicht in den Flügeln unterbrochen, jedoch nicht bei *Zinnia pauciflora.*

Im Bau der Samenschalen ist in der Regel kein Unterschied bemerkbar, doch haben die größeren Samen meistens auch eine dickere Samenschale.

4. Sind außer den charakteristischen Hauptformen der Früchte auch noch Übergangsformen vorhanden, so sind diese auch in anatomischer Hinsicht Übergangsformen.

b. Cruciferae.

23. Cakile maritima.

Beschreibung und Abbildung der Früchte und Samen bei Becker (2, S. 102).

Frucht eine zweigliedrige Schote. Das obere längere Glied sitzt mit einer Nute in einer passenden Aushöhlung des kürzeren unteren Gliedes. Jedes Glied enthält einen Samen.

Im Bau stimmen die beiden Fruchtschalen bis auf einen Punkt überein. Die Epidermis wird von isodiametrischen Zellen gebildet, deren Außenwände verdickt sind. Dann folgt ein mächtig entwickeltes Parenchym, das aus zwei Schichten besteht, die ungefähr gleich dick sind. Die äußere besteht aus dünnwandigem Gewebe, das bei der Reife mit der Epidermis kollabiert, die innere großzellige wird verdickt und verholzt. Nach innen folgt weiter ein 2—3 Zellschichten starker Bastfasermantel, als Abschluß der Fruchtschale eine dünne, kollabierte Epidermis.

Die Verwachsungsstelle der beiden Fruchtblätter ist im oberen Teile der Gliederschote anders ausgebildet als im unteren. Hier ist diese Stelle nur wenig enger, als das Fruchtblatt überhaupt dick ist. Das verholzte Parenchym dringt aber mit radial langgestreckten Zellen ungefähr bis zur äußeren Epidermis vor (Fig. 19 *B*).

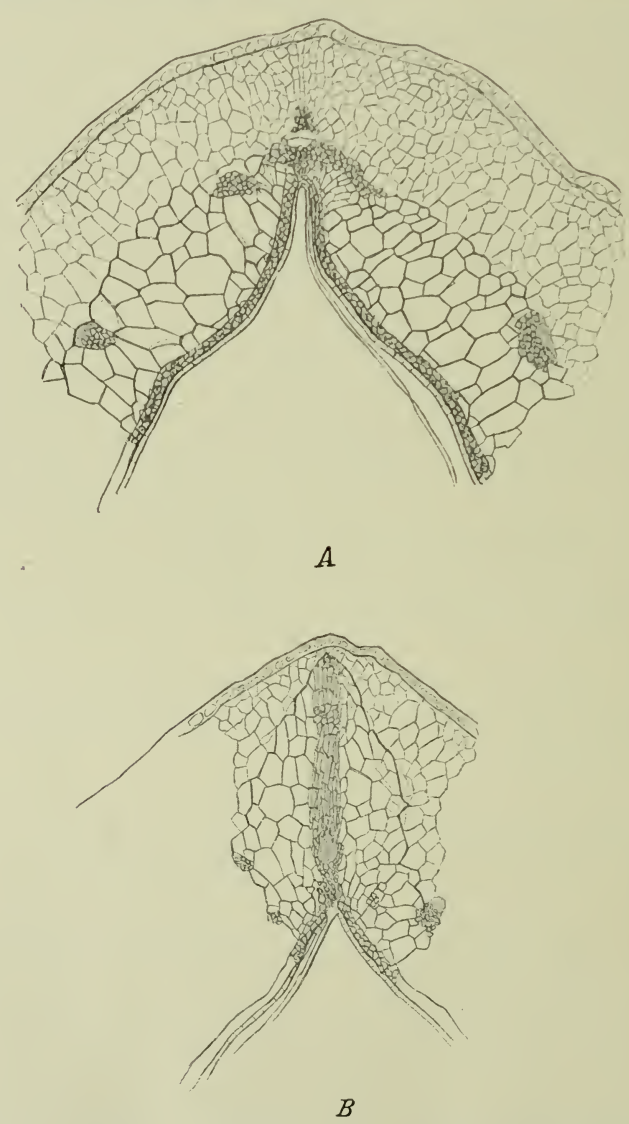


Fig. 19. *Cakile maritima.* Querschnitte durch die Verwachsungsstelle der Fruchtblätter des oberen (*A*) und unteren (*B*) Schotengliedes. Vergr. 12.

In dem oberen Gliede ist die Nahtstelle bedeutend dünner. Das verholzte Gewebe dringt kaum nach außen vor. Die Zellen sind prosenchy-

matisch; ihr fester Zusammenhang dürfte ein Auseinanderreißen der Fruchtblätter nicht begünstigen (Fig. 19 *A*). In beiden Gliedern ist noch eine ganz dünne Scheidewand vorhanden. Die Samenschalen sind ganz gleich gebaut.

24. Rapistrum rugosum.

Beschreibung und Abbildung der Gliederschote bei Becker (2, S. 104).

Frucht eine zweigliedrige Schote; unteres Glied zylindrisch, fast glatt; oberes Glied fast kugelig, mit zahlreichen tiefen Längsfurchen. Glieder einsamig, öfters auch zweisamig.

Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Unteres Glied	Oberes Glied
Epid. d. Fr.	an der Verwachsungsnaht kleinzellig	Zellen überall gleich groß
Hypod. Gewebe	wenigschichtig	vielschichtig, mit schizogenen Hohlräumen
Mech. Gewebe	meist einschichtiger Mantel, mit aufgesetzten Rippen	Mantel mehrschichtig, stärkere Rippen
Falsche Scheidewand	rudimentär	vollständig ausgebildet

Die Epidermiszellen der beiden Schotenglieder haben starke Außenwände und dünne Radialwände; viele Zellen jedoch, bei der oberen Frucht mehr, sind in spitze Haare ausgewachsen, die ihrerseits wieder Kutikularknötchen tragen. Von der Fläche beobachtet man eine dicke, gefaltete Kutikula, getüpfelte Epidermiswände und Spaltöffnungen.

Das hypodermale Gewebe ist in dem oberen Schotengliede bedeutend stärker entwickelt als in dem unteren; es bedingt fast allein die größere Dicke der oberen Fruchtschale. Die äußeren Zellreihen kollabieren bei der Reife mit der Epidermis; die inneren sind im oberen Gliede auf dem Querschnitt radial stark gestreckt; sie bilden oberhalb der Bastfaserbündel große, schizogene Hohlräume, über denen das äußere Gewebe mit der Epidermis einfällt und die scharfen Rippen hervorruft (Fig. 20 *A*). Diese bei der Reife stark verdickten und verholzten Zellen fehlen der unteren Fruchtschale fast ganz. Daher entstehen hier auch keine Hohlräume und die Frucht bleibt äußerlich glatt (Fig. 20 *B*).

Während das hypodermale Gewebe im unteren Gliede parallel zur Längsachse der Frucht verläuft, ist die Richtung im oberen Gliede nicht einheitlich, was wohl auf der kugeligen Gestalt dieser Frucht beruht. Das mechanische Gewebe ist im oberen Gliede stärker als im unteren.

Die Scheidewand wird im oberen Gliede noch vollständig ausgebildet; sie liegt der einen Fruchtseite an und haftet nicht selten als weißes Häutchen an den herausgeschälten Samen. In ihrer Epidermis findet man Spaltöffnungen. Im unteren Gliede wird die Scheidewand nicht mehr entwickelt. Zwei schmale Streifen an der Verwachsungsstelle der Fruchtblätter lassen

auf ihr ehemaliges Vorhandensein schließen (Fig. 20 *Bf*). HANNIG (9, S. 207) sagt zwar auch, daß diese Streifen nicht mehr zur Verwachsung kämen, aber in solcher Breite, wie er sie darstellt, habe ich sie nie gefunden.

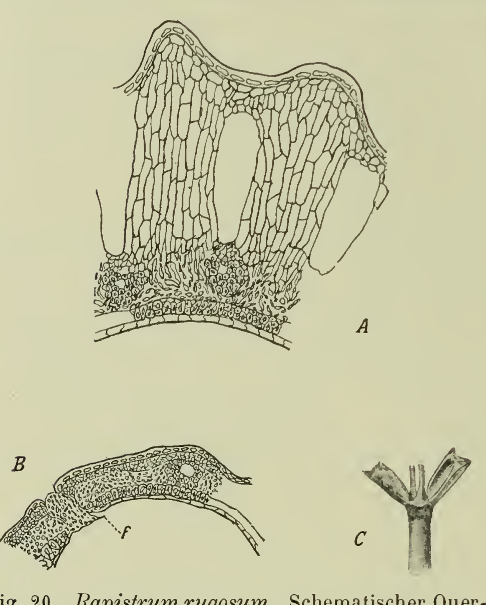


Fig. 20. *Rapistrum rugosum*. Schematischer Querschnitt durch die Fruchtschale des oberen (*A*) und unteren (*B*) Schotengliedes. Vergr. 15. *C* aufgesprungenes unteres Schotenglied nach Quellung und Entfernung des oberen. Vergr. 2.

BECKER (2, S. 104) erwähnt das leichte Öffnen des unteren Gliedes nach Entfernung des oberen. Dies beruht auf einer schlechteren Verwachsung der Fruchtklappen mit dem Replum. Die Zellen sind an den Reißstellen unverholzt und ihre Wände zerreißen schon teilweise vor der Reife. Fig. 20 *C* zeigt den unteren Teil einer Gliederschote, nachdem sie einen Tag in lauwarmem Wasser gelegen hat. Die Klappen haben sich losgelöst, haften aber noch an der Basis; das Replum ist stehen geblieben.

Die Samenschalen sind ganz gleich gebaut. Von einem Schleimabsondern der oberen Samen im Keimbett, wie dies BECKER erwähnt, habe ich nichts bemerkt. Auch konnte die anatomische Untersuchung dieses nicht bestätigen.

Zusammenfassung für die heterokarpen Cruciferen.

Übereinstimmungen haben sich für die beiden untersuchten Arten nicht ergeben. Während aber die anatomischen Unterschiede in den beiden Gliedern bei *Cakile maritima* nur ganz gering sind, sind sie bei *Rapistrum rugosum* sehr bedeutend.

II. Amphikarpe Arten.

a. Compositae.

25. Catananche lutea.

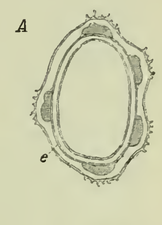
Beschreibung der Fruchtformen bei BECKER (2, S. 88).

Catananche lutea ist eine amphikarpe Pflanze, denn sie erzeugt Früchte über und unter der Erde. Beiderlei Früchte stehen zu mehreren oder vielen vereinigt in Köpfchen. Die aus den oberirdischen, an den Enden von Stengelachsen sitzenden Köpfchen hervorgehenden Achänen sind 2—3 mm lang, unten zugespitzt; sie erweitern sich schüsselförmig nach oben und

tragen fünf in lange Grannen auslaufende Pappusschuppen. Die sonst rundlichen Früchte sind durch meist fünf Längsrippen kantig; die ganze Oberfläche ist behaart. Die unterirdischen Köpfchen sitzen in den Blattwinkeln der untern Rosettenblätter. Die Früchte gleichen den oberirdischen völlig, sind nur etwas dicker und ein wenig oval.

Außer diesen normalen ober- und unterirdischen Köpfchen fand ich an meinen Topfexemplaren noch am ersten und zweiten Stengelinternodium in den Blattachseln sitzende oder kurz gestielte Köpfchen. Was die Zahl der Früchte in einem Köpfchen, sowie die Dicke der einzelnen Achänen angeht, so nehmen sie eine mittlere Stellung ein.

Wegen des nassen Sommers waren alle reifen unterirdischen Früchte zum Teil gefault, zum Teil schon wieder ausgekeimt. Ich mußte mich daher auf den Vergleich junger Entwicklungsstadien beschränken.



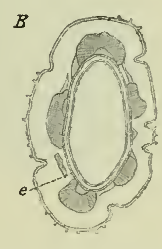


Fig. 21. *Catananche lutea.* Schematische Querschnitte durch die unreife oberirdische (*A*) und unterirdische (*B*) Frucht. Vergr. 15.

Die Epidermis der unterirdischen Früchte schneidet zwischen den mechanischen Rippen in das Hypoderma ein und verursacht Längsfurchen. Unterhalb dieser Furchen entstehen im hypodermalen Gewebe schizogene Hohlräume. Die innersten Schichten des Hypoderma führen in beiden Fruchtformen große tafelförmige Kalziumoxalatkristalle. Das mechanische Gewebe besteht aus meist fünf Bastfaserbündeln. Diese sind in den unterirdischen Früchten stärker abgeplattet als in den oberirdischen.

Die Samenschale ist in beiden Formen gleich gebaut. Die Epidermiszellen sind bis auf ein kleines Lumen einseitig verdickt und besitzen auch mechanische Funktion. Das Parenchym wird bei der Reife mit Ausnahme der Zellreihe vor der Aleuronschicht zusammengedrückt.

b. Cruciferae.

26. Cardamine chenopodifolia.

1. Morphologischer Aufbau der ganzen Pflanze.

Eine nähere Beschreibung des morphologischen Aufbaues dieser amphikarpen Pflanze, deren Heimat Südamerika ist, findet sich bei A. Grisebach (7, S. 723). Er schreibt: »Sämtliche in die traubenförmigen Blütenstände ausgehenden Achsen sind Axillarsprosse; sie entspringen als Zweige erster Ordnung aus den Axillen der Blattrosette, werden 10—20 cm hoch und tragen einige Laubblätter, von denen die obersten zuweilen kürzere Trauben zweiter Ordnung unterstützen. Die Blattrosette selbst, welche aus der verkürzten Hauptachse entspringt, ist nach oben durch 6—10 dicht gedrängte,

zylindrische Nebenachsen begrenzt, welche die Blütenstiele der unterirdischen Fortpflanzungsorgane sind und, gleich denen der Traube, ohne eigene Stützblätter, die Hauptachse nach oben abschließen. Im morphologischen Sinne ist demnach die Traube der seitlichen Achsen an der Hauptachse zu einer Dolde verkürzt, die Blütenstiele der Traube sind denen der unterirdischen

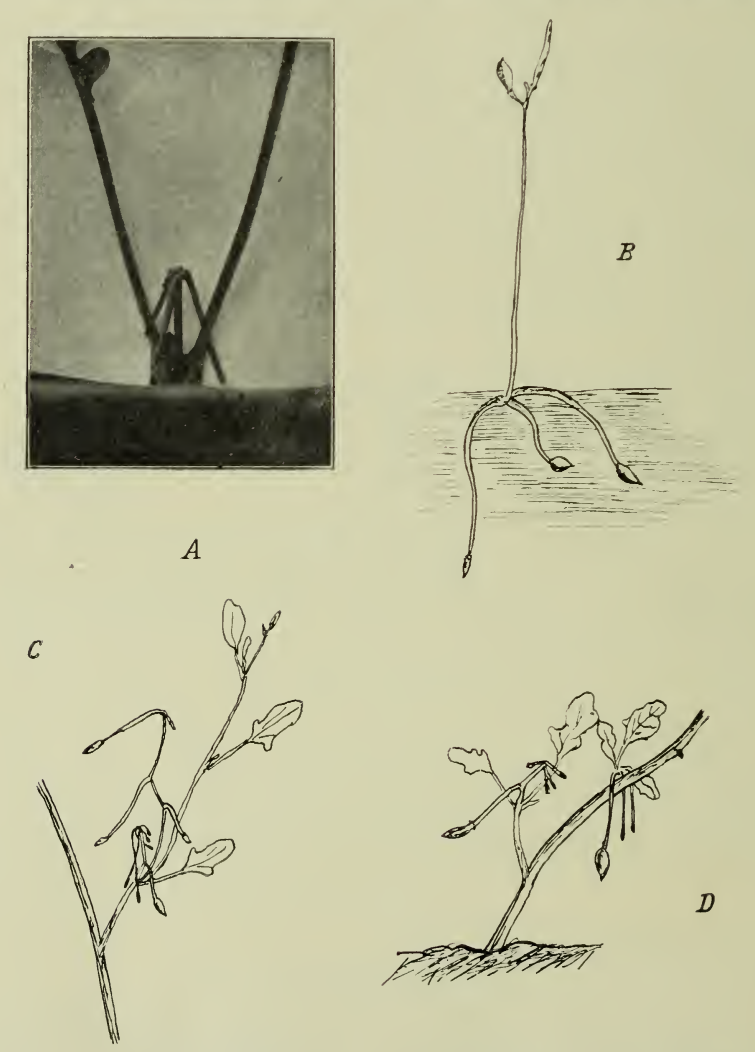


Fig. 22. *Cardamine chenopodifolia.* Vom normalen Typus abweichende Inflorescenzen.

Dolde homolog und werden in beiden durch eine einzige Blüte abgeschlossen.«

Dieser Darstellung schließen sich später andere Autoren, wie F. Ludwig (16) und C. A. M. Lindman (14) an. Lindman weicht aber insofern von

Grisebach ab, als er den Abschluß der Hauptachse mit nur einer Dolde nicht für das Normale hält, sondern er beobachtete am häufigsten, daß die Hauptachse über die doldenförmig zusammengedrängten Blüten hinaus mit einem dünnen, blattlosen Schaft abschloß, dessen oberste Äste eine armblütige, gewöhnliche Cruciferentraube bilden. Bald entsprang dann aus einer Axille der Blattrosette ein kräftiger, beblätterter Seitensproß, der mit einem wohlentwickelten traubigen Blütenstand abschloß. Dieses Verhalten bezeichnet Lindman als das normale.

Der Autor, der sich zuletzt mit dieser Frage beschäftigt hat, ist O. E. Schulz (18, S. 292). In seiner Monographie der Gattung *Cardamine* beschreibt er den morphologischen Aufbau ganz anders als seine Vorgänger: Sobald die Keimpflanze drei Primärblätter produziert hat, erscheinen in den Achseln des vierten und der weiteren Blätter, — also doch in den Achseln der untern Rosettenblätter —, geophile Nebenachsen, im ganzen 6—10; nunmehr streckt sich der Stengel; während er zum Blühen gelangt, erscheinen in den Achseln der »oberen« Rosettenblätter aufsteigende beblätterte Äste, welche in normaler Weise blühen. — Wie die sich streckende Hauptachse abschließt, ob sie normal dick und beblättert ist, oder so, wie Lindman sie beschreibt, das kann man aus der Beschreibung bei Schulz nicht ersehen. Die beblätterten, aufsteigenden Äste entspringen sicher nicht in den Achseln der »oberen« Rosettenblätter, sondern in den Achseln der unteren, wenn auch nicht der untersten. Die ganze Beschreibung ist vielleicht durch ein Mißverstehen der richtigen, aber nicht allgemein gültigen Beobachtungen Lindmans entstanden.

An meinen 60—70 kräftigen Versuchspflanzen habe ich nie eine Verlängerung der Hauptachse bemerkt, wie sie Lindman beschreibt, sondern nach Erscheinen der Rosettenblätter kamen die geophilen Achsen, zu einer Dolde zusammengedrängt. Nach und nach entsprangen unter der Dolde aus den Axillen der Blattrosette ein oder mehrere, im Bogen aufsteigende, beblätterte Nebenachsen. Diese Seitenachsen wurden bis zu 80 cm hoch und trugen Seitenäste erster und zweiter Ordnung. Die Blüten waren teils kleistogam, aber nicht so rückgebildet wie die unterirdischen, teils chasmogam. An vielen Exemplaren, deren Nebenachsen, wenn sie eben hervorkamen, abgeschnitten wurden, entstanden an deren Stelle, natürlich in andern, höhern Rosettenblattachseln, ein und zwei geophile Dolden. Lindmans und meine Beobachtungen unterscheiden sich also im Prinzip nur darin, daß ich die von ihm beobachtete Verlängerung der Hauptachse nicht bemerkt habe.

Denn die in der Fig. 22 *A* dargestellte Verlängerung der Hauptachse ist nicht identisch mit der von Lindman beschriebenen. In diesem vereinzelten Falle streckte sich die dicke, kräftige Hauptachse ca. 2 cm und erzeugte an ihrem Ende eine Dolde von 16 geophilen Blüten, die ungefähr senkrecht in die Erde hineinwuchsen. Die ersten sechs beobachteten Blüten-

stiele entstanden in Wirteln zu je drei, mit abnehmender Länge von den unteren älteren zu den höheren jüngern. Dies zeigt uns deutlich die Photographie.

Die von Lindman einerseits, Grisebach und mir andererseits beschriebenen Pflanzen dürften wohl zwei verschiedenen Rassen angehören. Es ist das wahrscheinlicher, als daß sie auf Grund äußerer Bedingungen jenes verschiedene Verhalten angenommen haben. Das von Lindman beobachtete dürfte das primitivere, phylogenetisch ältere sein.

Zwischen der oberirdischen, traubigen und der unterirdischen doldigen Inflorescenz gibt es mancherlei Übergänge, die aber nur an Adventivsprossen, die nach dem Abdorren des Hauptsprosses entstanden, auftraten.

So entstanden an der Basis der dünnen, verlängerten Hauptachse drei dicke, geophile Blütenstiele, an der Spitze aber ein positiv geotropisches Schötchen und eine Schote, beide kurzgestielt (Fig. 22 *B*). Dieser Fall ist dem nach Lindman normalen sehr ähnlich.

Bei einer anderen Modifikation entsprang aus der Blattrosette ein beblätterter Sproß mit einer endständigen, unregelmäßigen Dolde von Blüten und Früchten. Aus der Achsel eines oberen Blattes entstand noch ein Nebensproß mit einer Traube aus zwei entferntstehenden, langgestielten, geophilen Blüten und dichter beieinanderstehenden, kurzgestielten, negativ geotropischen Blüten. In einem anderen Falle entsprangen aus einer Achse zweiter Ordnung dicht nebeneinander zwei Achsen dritter Ordnung. Die erste trug eine Dolde geotropischer Blüten und Früchte, von denen die älteste von der Dolde abwärts abgerückt war; die zweite endete mit einer Traube langgestielter, geophiler Früchte, die mehr oder weniger vertikal gerichtet waren. Auffallenderweise war die Achse viel dünner als die Fruchtstiele (Fig. 22 *C*). Zuletzt sei noch der Fall erwähnt, wo die Seitenachse eine sitzende, deren Nebenachse eine unregelmäßige, gestielte, geophile Dolde trug (Fig. 22 *D*).

2. Anatomie der normalen Früchte und Samen.

Die Blütenverhältnisse von *Cardamine chenopodifolia* sind schon von Drude (7, S. 724) wenn auch nur unvollständig untersucht und beschrieben worden. Eingehend geschah dies erst durch Goebel (6). Er behandelt die kleistogamen Blüten im morphologischen Sinne, indem er sich fragt, ob sie Hemmungsbildungen oder im Kampfe ums Dasein erworbene Anpassungen sind, und im biologischen Sinne, indem er erörtert, ob die teleologischen oder die kausalen Erklärungsversuche berechtigter sind.

Die Pflanze erzeugt Schoten und Schötchen. Die oberirdischen, aus chasmogamen und kleistogamen Blüten hervorgehenden Schoten sind linealisch, bis zu 5 cm lang und grünlich. Sie öffnen sich mit spiralig sich aufrollenden Klappen von der Basis her, wobei die 8—20 Samen mehr oder minder weit weggeschleudert werden. Die Schötchen werden nur

0,3—0,7 cm lang, sie sind von bleicher Farbe und enthalten in der Regel nur einen, oft aber auch zwei bis drei Samen. LINDMAN (14, S. 943) bemerkt, daß auch die unterirdischen Schötchen sich öffnen, wenn man sie einen Tag an der Luft liegen lasse. Ich habe dies jedoch an keinem der geernteten Schötchen meines Materials festgestellt. Es ist wahrscheinlich, daß die Schötchen in der Erde, wie SCHULZ es angibt, von der heraustretenden Radicula aufgebrochen werden.

Das Nichtaufspringen der Schötchenklappen beruht keineswegs etwa auf dem Drucke des sie umgebenden Erdreichs, sondern es ist im anatomischen Bau der Klappen und der Verwachsungsstellen dieser mit dem Replum wohl begründet. Wenn in der älteren Literatur und auch noch bei E. SCHULZ immer behauptet wird, die Fruchtblätter der aërokarpen und

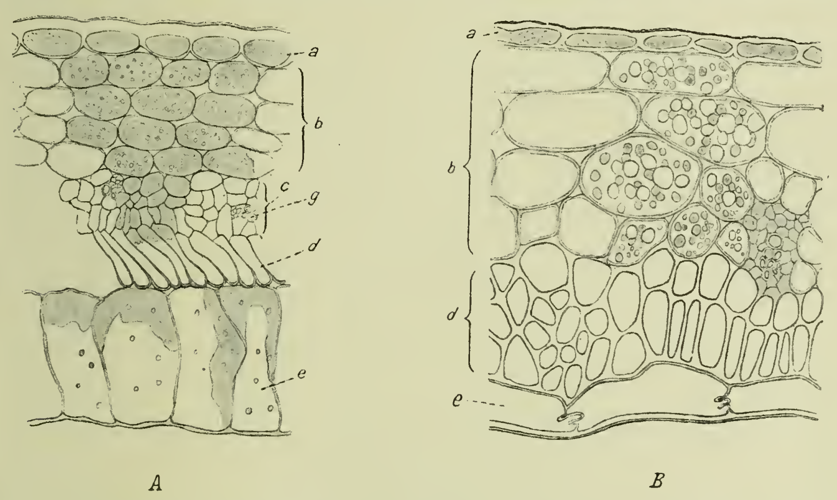


Fig. 23. *Cardamine chenopodifolia.* Querschnitte durch die unreifen Fruchtklappen der normalen oberirdischen Schote (*A*) und des normalen unterirdischen Schötchens (*B*). Vergr. 180.

geokarpen Früchte stimmten im anatomischen Bau vollständig überein, so ist das ein Irrtum.

Ein Querschnitt durch die Fruchtklappe einer unreifen oberirdischen Schote zeigt uns folgendes Bild (Fig. 23 *A*). Die wenig gestreckten Epidermiszellen besitzen sehr dicke Außenwände, die von einer feingestreiften Kutikula überzogen werden. Von der Fläche betrachtet sind die Zellen rechteckig, die Wände getüpfelt, man bemerkt zahlreiche Spaltöffnungen. Auf die Epidermis folgen mehrere regelmäßige Schichten interzellularenbildendes Parenchym, das viel Chlorophyll und in den tieferen Schichten nur wenig Stärke führt. Figur 23 *A* bei *b*. Die nun folgenden Zellschichten (*c*) bestehen aus engeren prosenchymatischen Zellen, die fest aneinander schließen und unverholzt bleiben. In diesem Gewebe liegen 5—7 Gefäßbündelchen (*g*). An das Prosenchym schließt sich eine ganz regelmäßige Schicht radial

gestreckter Zellen an (*d*), die wohl dreimal so lang als breit sind; sie wirkt hauptsächlich bei dem Öffnen der Klappe. Die innere Hälfte der Zelle verdickt ihre Wände immer mehr und mehr bis zum völligen Schwinden des Lumens; die äußere Hälfte bleibt dagegen ganz unverdickt. Fig. 23 *A* und 24 *A* und *C* bei »*d*« stellen diese Entwicklung der Wandverdickung dar. Diese Zellen haben eine hellgelbe Farbe, mit Phloroglucin und Salzsäure färben sie sich intensiv rot. Im Flächenschnitt erscheinen sie als lange Fasern mit stumpfen Enden. In dem verdickten Teil ist die Membran der Fasern senkrecht zur Längsachse gestreift, im unverdickten dagegen parallel zu derselben geschichtet; durch Wasserverlust entstehen Spannungsdifferenzen, auf deren Zustandekommen ich aber nicht näher eingehen kann C. Steinbrinck hat ähnliche beim Aufspringen von Fruchtkapseln wirkende Mechanismen beschrieben. Die Fruchtschale schließt ab mit einer inneren Epidermis mit großen, dünnen radialen Wänden und dicken Außenwänden, die von einer glatten Kutikula bedeckt sind. (Fig. 23 *A* und 24 *A* bei *e*.) In der reifen Fruchtschale sind an verschiedenen Stellen die radialen Wände der inneren Epidermis mehr oder weniger gefaltet, wohl je nach der Lage der Samen, die einen Druck auszuüben scheinen. Hildebrand (10, S. 240) schreibt der inneren Epidermis der Fruchtwand bei *Cardamine hirsuta* eine ganz besondere Bedeutung beim Öffnungsmechanismus der Klappen zu. Er sagt: »Die Innenseite der Fruchtwand wird von einer Lage Zellen eingenommen, welche horizontal gestreckt sind und sich in einem ganz gewaltig starken Turgeszenzzustande befinden, welcher einesteils dadurch sich zeigt, daß sie an der nach dem Inneren der Frucht zu liegenden freien Seite mit stark gebogener Wand hervorstehen, andernteils sehen wir bei einem in Wasser gelegten Schnitt das Bestreben dieser Zellen sich auszudehnen in der Weise hervortreten, daß sie sich in einem schlangenförmig gewundenen Streifen von der darunter liegenden Zellschicht loslösen.« Diese Beobachtung Hildebrands glaube ich mitteilen zu müssen, da ich bei *Cardamine chenopod.* eine ganz ähnliche Erscheinung bemerkte, die aber auf einer ganz anderen Ursache beruht und an dem Öffnungsmechanismus kaum einen Anteil hat. Nämlich Querschnitte durch reife oberirdische Fruchtklappen winden sich in Wasser schlangenförmig, besonders wenn man noch etwas Kalilauge zusetzt; die Windungen sind am besten sichtbar an der mechanischen Zellreihe. Ganz innen am Schnitt gewahrt man einen hellen geschlängelten Streifen, gerade so wie in der Abbildung von Hildebrand, wenn man dort die Querwände wegließe. Dieser helle Streifen ist aber nichts anderes als die sehr stark aufgequollene, verdickte Außenwand der inneren Epidermis. Was als äußere Wand erscheint, ist die Kutikula. Mit Chlorzinkjod färbt sich der ganze gewundene Streifen violett, die Kutikula gelb.

Vergleichen wir einen Querschnitt durch ein Schötchen mit einem solchen durch eine Schote, so finden wir, daß die Epidermiszellen des

ersteren flacher, die Außenwände dünner sind. (Fig. 23 *B* bei *a.*) Die Zellen des Parenchyms sind größer und tangential mehr gestreckt, mit großen und kleinen Stärkekörnern ganz angefüllt. Chlorophyll ist natürlich nicht vorhanden.

An das Parenchym schließt sich ein 2—4 Zellen starkes prosenchymatisches Gewebe an. Die Zellen desselben haben einen runden oder ovalen Querschnitt, die Wände verdicken sich gleichmäig stark und verholzen bald. (Fig. 23 *B* bei *d.*) Diese Zellen geben dieselben Reaktionen wie die mechanischen Zellen in den Schotenklappen und ich möchte eher annehmen,

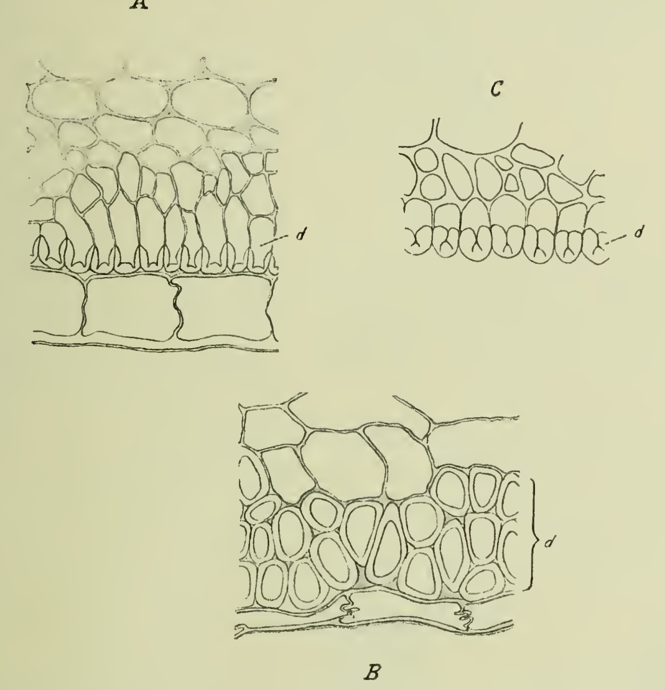


Fig. 24. *Cardamine chenopodifolia.* Querschnitt durch die mechanische Schicht »*d*« der Fruchtklappe: *A* der fast reifen, *C* der ganz reifen Schote, *B* des reifen Schötchens. Vergr. 180.

daß das ganze mechanische Gewebe der Schötchen der einen Zellreihe der Schoten entspricht, als daß sich das prosenchymatische Parenchym der Schoten bei den Schötchen in Fasern umgewandelt habe. Infolge der gleichmäßigen Verdickung der mechanischen Zellen in den Schötchenklappen sind diese nicht befähigt aufzuspringen, weil keine Spannungsdifferenzen auftreten.

Die radialen Wände der inneren Epidermis sind gefaltet, wahrscheinlich, weil die Samen die Schötchen prall ausfüllen und einen Druck ausüben. Die Epidermisaußenwände sind dünner als in der oberirdischen Fruchtschale.

Von großer Bedeutung für das Aufspringen der Fruchtklappen ist die Vorbildung der Rißstellen. In der Schote sind diese Stellen viel dünner als im Schötchen. Der Riß erfolgt zwischen einer Zellreihe verholzter und unverholzter Elemente und geht durch eine besonders dünnwandige Epidermiszelle. Im Schötchen sind die Zellen unregelmäßig angeordnet, alle verholzt, die Epidermiszellen alle gleich dick. Man kann daher an einem Querschnitt nicht sagen, zwischen welchen Zellen gerade die Trennung erfolgen würde (Fig. 25).

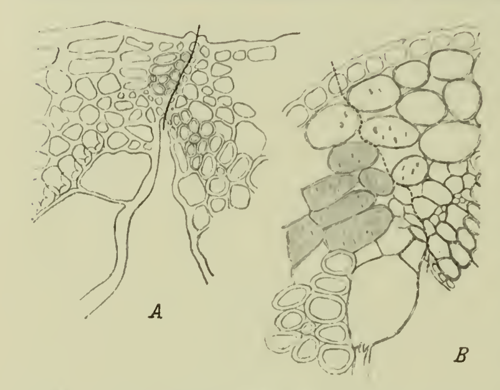


Fig. 25. *Cardamine chenopodifolia.* Querschnitt durch die Rißstelle der Fruchtklappen: *A* von der Schote, *B* von dem Schötchen. Vergr. 135. — Die Linie deutet die Stelle an, wo die Klappe sich lostrennen wird; bei *B* unbestimmt.

Die Samen von *Cardamine chenopodifolia* sind sehr verschieden an Gestalt und Größe, je nachdem sie aus den Schoten oder den Schötchen stammen. Die Schotensamen sind fast kreisrund, flach, selten ganz glatt, und von einem ziemlich breiten Flügel umgeben (Fig. 26 *A*); die Schötchensamen dagegen sind länglich elliptisch, dick und glatt und nur wenig geflügelt (Fig. 26 *B*). Nach Becker wiegt ein oberirdischer Samen 0,832 mg, ein unterirdischer dagegen 3,137 mg.

Betrachtet man Querschnitte durch die Samenschalen in Alkohol oder Glyzerin, so sieht man zu äußerst einen hellen weißen Streifen, der beim oberirdischen Samen bedeutend dicker ist als beim unterirdischen. Dieser Streifen ist die Schleimepidermis der Samenschale. Setzt man dem Präparate Wasser zu, so quillt diese Epidermis plötzlich auf, die Kutikula zerreißt und eine geschichtete Schleimmasse mit einem dichteren Faden in der Mitte ergießt sich nach außen. In der Zelle bleibt ein Zapfen stehen, der den Rest des Lumens umgibt. (Fig. 26 *C* bei *e*). Die Entwicklungsgeschichte der Schleimepidermis ist sehr interessant, aber es würde zu weit führen, sie hier genauer zu schildern. Sie

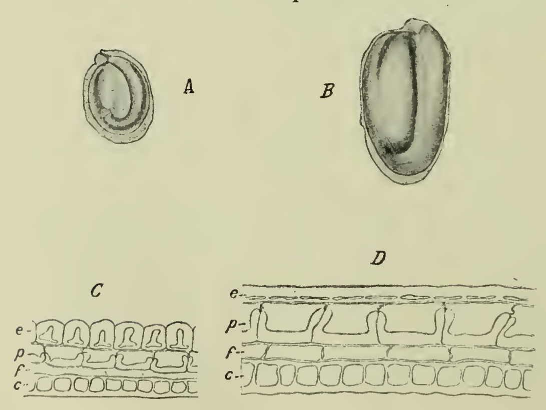


Fig. 26. *Cardamine chenopodifolia.* Schotensame *A* und Schötchensame *B* 5 mal vergrößert. Halbschematische Querschnitte durch die Samenschale: *C* des Schotensamens, *D* des Schötchensamens. Vergr. 135. — Schnitte in Kalilauge gequollen.

gleicht sehr derjenigen von *Capsella bursa pastoris*, die M. Abraham (1) genau beschrieben hat.

An den Schötchensamen ist diese typische Schleimepidermis nur an einer kleinen Stelle in der Nähe der Mikropyle und am schmalen Flügel ausgebildet. An den anderen Stellen quillt die Epidermis zwar auch etwas auf, aber es wird weder die Kutikula durchbrochen, noch das zapfenförmige Lumen ausgebildet.

Die Schleimepidermen haben nach Klebs (11, S. 590) eine doppelte Bedeutung. Sie dienen zur Befestigung der Samen und zum Festhalten der gesammelten Feuchtigkeit. Diese Bedingungen sind für die tief eingegrabenen Schötchensamen erfüllt, und so erklärt sich biologisch die Rückbildung der Schleimepidermis bei diesen Samen.

Die Epidermiszellen erscheinen von der Fläche ziemlich regelmäßig polygonal, die Wände perlschnurartig getüpfelt.

Auf die Epidermis folgt die sogenannte Palisadenschicht (*p*). Die Wände der inneren Zellhälfte werden stark verdickt, während die der äußeren ganz dünn bleiben. Der dünnwandige Teil faltet sich und sinkt mit der Epidermis in die verdickte Hälfte der Zelle ein. Die Palisadenschichtzellen sind im jungen Entwicklungsstadium, ebenso wie die Epidermis, ganz mit Stärkekörnern angefüllt. Die reifen Palisadenzellen sind gelbbraun. Sie sind im unterirdischen Samen viel größer, die Wände dicker als im oberirdischen (vgl. Fig. 26 *C* mit *D* bei *p*). Zudem ist der verdickte radiale Teil länger und meistens verbogen; er ist in beiden Samen stark getüpfelt. Auf die Palisadenschicht folgt eine Reihe flacher, dünnwandiger Zellen mit plasmatischem Inhalt, die Farbstoffschicht (*f*), die im reifen Samen nur als gelbbraune Linie erkennbar ist. Diese Zellschicht geht nicht in den Flügel hinein. Das einschichtige, einseitig verdickte Endosperm haftet fest an der Samenschale. Die Zellen der Farbstoff- und Endospermschicht sind im Schötchensamen größer als im Schotensamen.

Überblicken wir noch einmal alle angeführten anatomischen Unterschiede, so finden wir, daß die Frucht- und Samenschalen der ober- und unterirdischen Früchte sich in allen einzelnen Gewebeschichten unterscheiden, besonders aber in der Fruchtschale im mechanischen Gewebe, in der Samenschale in der Epidermis.

3. Versuche, bei denen die Entwicklungsbedingungen der beiderlei Früchte geändert wurden.

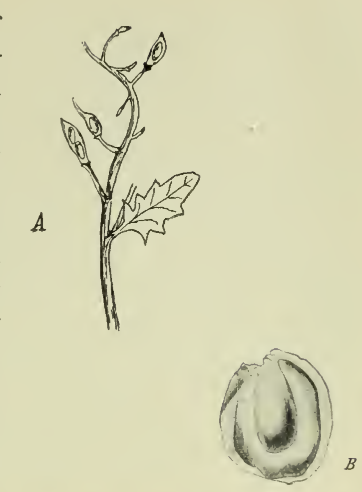
Natürlich versuchte ich auch die Entwicklungsbedingungen der ober- und unterirdischen Früchte umzukehren und verfuhr zu dem Zwecke folgendermaßen: Zunächst brachte ich Töpfe mit oberirdisch blühenden Pflanzen in größere Töpfe, die bis zum Rande der kleineren mit Erde angefüllt wurden; dann wurden die Blütenstände umgebogen und in die zwischen den Töpfen befindliche Erde eingegraben. Mit diesem Verfahren

hatte ich wenig Erfolg; die Blütenstände krümmten sich geotropisch, durchbrachen die Erde und kamen ans Licht. Später befestigte ich kleine Töpfchen an Stäben und steckte diese in die Versuchstöpfe, so daß die kleinen Töpfchen sich in der Höhe der Blütenstände befanden. Diese letzteren wurden durch das erweiterte Bodenloch der Töpfchen hindurchgesteckt, die Töpfchen dann, nachdem das Loch zugedeckt war, mit Erde gefüllt und diese angegossen. Als die Stengel nun wieder die Erde durchbrachen, wurden die Töpfchen einfach mit einer Gipsschicht übergossen, in die vor dem Erstarren einige Luftlöcher gestoßen wurden. Der an der Streckung gehinderte Stengel wuchs unterhalb des Töpfchens so stark weiter, daß er große Windungen machen mußte. Nach einem Monat wurden die Töpfchen geöffnet. Viele Blütenstände waren gefault, einige hatten sich am Bodenloch des Töpfchens durchgescheuert. Eine Reihe zeigte aber die erhoffte Erscheinung. Stengel und Blätter waren bleichfarbig, ersterer dick angeschwollen; statt der Schoten aber hatten sich Schötchen entwickelt. Ich fand solche mit nur einem Samen, solche mit zweien, viele mit ein oder zwei entwickelten Samen und vielen unentwickelten Anlagen in der langen unausgebildeten Spitze der Schote. Die eingehüllten Inflorescenzen hatten nämlich außer Blüten auch schon kleine Früchte getragen. In Fig. 27 *A* ist eine solche Inflorescenz abgebildet. Die Samen in diesen Schötchen waren dick und länglich, den normalen unterirdischen ähnlich.

Einfacher ließ sich mit den unterirdischen Früchten experimentieren. Die jungen Keimpflänzchen wurden, wenn sie 2—3 Blättchen hatten, pikiert; sobald die ersten Blütenstiele sich zeigten, wurden sie umgepflanzt und zwar etwas höher als sie gestanden hatten. Nun wurden zwei Glimmerscheiben mit einem kreisförmigen, 3 mm weiten Loch in der Mitte, von dem aus ein etwa 1 mm breiter Streifen bis zum Rande der Scheibe ausgeschnitten worden war, von entgegengesetzten Seiten um die Wurzel geschoben (Fig. 27 *C*). Besser ging es noch, wenn ich schon unterirdisch blühende Pflänzchen vorsichtig aus dem Boden herauszog, die Wurzel durch das Loch in der Glimmerscheibe hindurchsteckte, die Wurzel dann in ein Loch in der Erde steckte und nun den Boden mit einem Stäbchen seitlich unter der Glimmerscheibe her fest an die Wurzel andrückte. Man muß sich dabei in acht nehmen, daß die dicken Blütenstiele bei dem scharfen Nachobenbiegen nicht brechen. Diese Operation vertragen die Pflänzchen gut, viel besser als die des vorher beschriebenen Versuches, wo die Pflänzchen noch sehr zart sind und ihre Wurzeln durch die beim Gießen verursachten Bewegungen der scharfen Glimmerplatten leicht durchschnitten werden.

Die Blütenstiele der auf die zweite Weise behandelten Pflanzen werden zunächst rot; nach ein paar Tagen schwindet die rötliche Farbe und an ihre Stelle tritt die grüne des inzwischen gebildeten Chlorophylls. Die am

Licht wachsenden Schötchen werden länger als die unterirdischen, bis zu 11 mm, während die Länge der normalen geokarpen im Durchschnitt 5 mm beträgt. Mit der Länge der Schötchen steigt auch die Anzahl der Samen. Während bei den normalen zwei der Durchschnitt ist, fand ich hier in den meisten drei Samen, öfter vier und einmal sogar sechs. Von diesen letzteren ist einer in Fig. 27*B* in fünffacher Vergrößerung dargestellt. Wenn wir ihn mit dem in Fig. 26*A* in gleicher Vergrößerung dargestellten normalen oberirdischen vergleichen, so fällt uns die Formähnlichkeit, aber auch



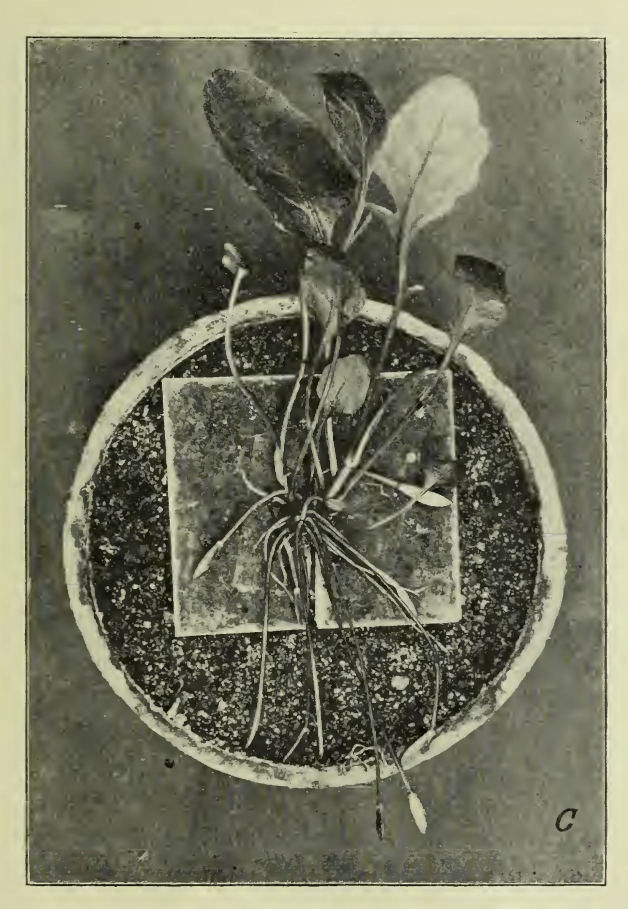


Fig. 27. *Cardamine chenopodifolia.* Erklärungen im Text. *B* 5mal vergr. *A* u. *C* ca. $^2/_3$ nat. Gr.

die verschiedene Größe auf. Wir können wohl sagen, daß allgemein die Größe im umgekehrten Verhältnis zu der erzeugten Anzahl steht, die Form aber von dem zur Verfügung stehenden Raum in der Fruchtschale abhängt.

Mehrfach sprangen die am Licht gereiften Schötchen von der Spitze her auf, die Klappen blieben an der Basis sitzen.

4. Anatomie der unter umgekehrten Entwicklungsbedingungen erzeugten Früchte und Samen.

Daß man in den Fruchtschalen der oberirdischen in Erde gereiften Früchte kein Chlorophyll, sondern nur Stärke antrifft, ist weiter nicht auffallend. Merkwürdiger sind die ganz flachen äußeren Epidermiszellen, die uns an die normalen, geokarpen Schötchen erinnern (vergl. Fig. 28 *A* mit 23 *B* bei *a*). Das Parenchym nimmt eine Mittelstellung zwischen dem der

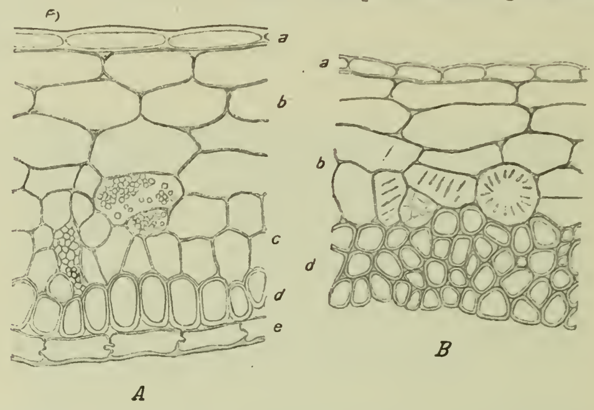


Fig. 28. *Cardamine chenopodifolia*. *A* Querschnitt durch die Klappe einer in Erde gereiften oberirdischen Schote; *B* eines unterirdischen Schötchens, das in Staniol gehüllt über der Erde gereift ist; die innere Epidermis ist weggelassen. Vergr. 135. Vergl. dazu Fig. 24.

normalen Früchte ein. Ganz anders aber ist die Ausbildung der mechanischen Zellen (Fig. 28 *A* bei *d*). Diese sind wohl auf der Innenseite stärker verdickt als nach außen; die Verdickung ist aber bei weitem nicht so stark wie in den normalen oberirdischen Klappen, zudem fast gleichmäßig; sie geht allmählich auf die Außenwände über (vergl. Fig. 28 *A* mit 24). Die am Licht reifenden Schötchen bilden Chlorophyll. Einen auffallenden Unterschied in der Ausbildung der Epidermis und des Parenchyms im Vergleich zu den normalen geokarpen Schötchen konnte ich nicht feststellen. Desto größer waren die Umbildungen im mechanischen Gewebe. Daß solche stattgefunden hatten, konnte man schon daraus schließen, daß eine ganze Reihe von Schötchen aufgesprungen waren und die Klappen sich mehr oder weniger aufgerollt hatten, während diese Fähigkeit, wie wir wissen, infolge des anatomischen Baues den normalen Schötchenklappen abgeht. In der Tat waren die mechanischen Zellen der Lichtschötchen geradeso beschaffen wie diejenigen der normalen oberirdischen Frucht-

schale. Es ist aber in der Regel nicht wie dort (Fig. 24 *A*) nur eine einzige solche Zellreihe vorhanden, sondern 2—3 Reihen, wie in den normalen unterirdischen Schötchen (Fig. 24 *B*), doch kann dieselbe Klappe an verschiedenen Stellen ein-, zwei- und dreischichtig sein.

Von größter Bedeutung für das Aufspringen der Klappen ist aber die Orientierung der mechanischen Zellen. Ist diese Schicht durchweg einfach und sind die Zellwände, wie in der normalen Schote, alle auf der Innenseite verdickt (Fig. 29 *A*), so wird die Klappe sich aufrollen. Ist das mechanische Gewebe aber zweireihig (Fig. 29 *B*) und sind die verdickten Zellwände der inneren Reihe nach innen, die der äußeren aber nach außen gerichtet, so heben die Spannungen sich auf und die Klappe rollt sich nicht auf. Liegen die Zellen durcheinander (wie Fig. 29 *C* u. *D*), so wird es von der Größe der Resultierenden abhängen, ob das Schötchen überhaupt aufspringt und mit welcher Gewalt dies dann geschieht. Aus diesen Erörterungen geht nun klar hervor, wie es kommt, daß nicht alle Schötchen am Licht aufspringen. Die Beobachtungen an aufgesprungenen und nicht aufgesprungenen Schötchen ließen in extremen Fällen schon im voraus auf den anatomischen Bau des mechanischen Gewebes schließen und wurden durch die Untersuchung bestätigt.

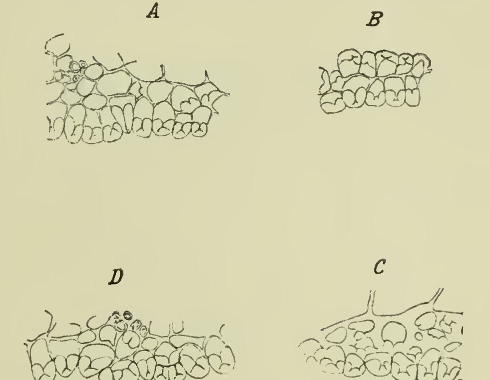


Fig. 29. *Cardamine chenopodifolia.* Verschiedenartige Ausbildung der mechanischen Schicht in den Fruchtklappen von Schötchen, die am Licht gereift sind. Vergr. 135.

Ob die Umkehrung der Entwicklungsbedingungen auch auf die Ausbildung der Rißstellen der Klappen einen Einfluß ausübt, konnte ich nicht entscheiden.

Wohl aber war dies für die Samen möglich. Die Epidermis der oberirdischen Schötchensamen nimmt eine Mittelstellung ein zwischen der der normalen aërokarpen und geokarpen Samen; sie quillt auf und zeigt dann ein flaches, tafelförmiges Lumen ohne Zapfen. Im übrigen stimmt der Bau der Samenschale ziemlich mit dem der normalen oberirdischen überein (Fig. 30 *A*). Der Samen der am Licht gereiften Schötchen hat eine vollkommene Schleimepidermis ausgebildet. In Wasser quillt die Epidermis auf, die Kutikula reißt und die Gallerte dringt wolkenartig hervor. Im stehenbleibenden Zellgerüst bemerkt man den Zapfen, der den Rest des Lumens (Fig. 30 *B*) umgibt. In den weiteren Schichten weicht der anatomische Bau der Samenschale von dem der normalen geokarpen Samen kaum ab.

Um zu untersuchen, ob das Licht vielleicht die formverändernde Ursache der Zellgestaltung sei, wurde folgender Versuch angestellt. Über einem dünnen Stäbchen wurde eine Staniolhülse gedreht und an der Spitze zugedrückt. Diese Hüllen wurden über ganz junge ans Licht gebrachte Erdfrüchtchen gesteckt und mit einer Pinzette gut an den Stiel angedrückt, so daß so gut wie kein Licht mehr zu den Früchtchen gelangen konnte. Diese wurden nun bis zur Reife in den Hüllen gelassen. Vergleicht man nun einen Querschnitt durch die Fruchtklappe eines solchen Früchtchens (Fig. 28 *B*) mit einem solchen durch ein normales geokarpes, so findet man keine bemerkenswerten anatomischen Unterschiede. War das Schötchen schon älter, als es verdunkelt wurde, so hatte schon die einseitige Verdickung der mechanischen Zellen begonnen, die aber durch die Verdunkelung gehemmt wird.

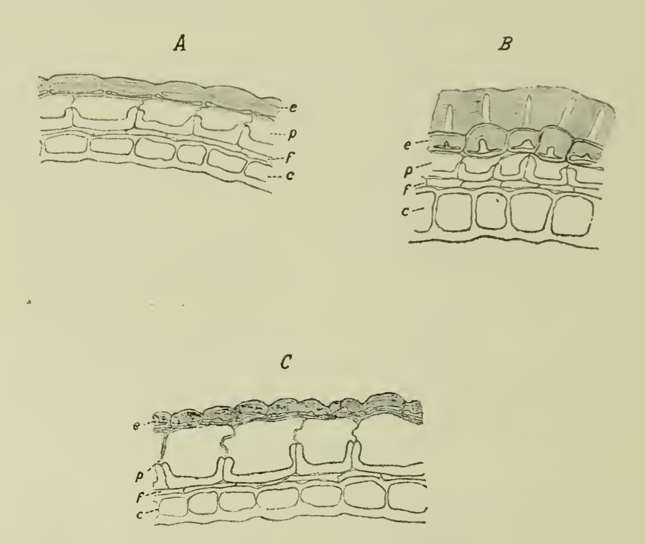


Fig. 30. *Cardamine chenopodifolia.* Querschnitte durch die Samenschale *A* von einem oberirdischen Samen in Erde gereift, *B* von einem unterirdischen Samen am Licht gereift, *C* von einem unterirdischen Samen in Staniolhülle gereift. — Schnitte alle in Kalilauge gequollen. Vergr. 135. Vergl. dazu Fig. 26 *C*, *D*.

Die Samen besitzen Gestalt und Größe der normalen Schötchensamen. Die Schleimepidermis quillt zwar stärker auf als bei diesen, doch reißt weder die Kutikula noch wird ein Zapfen gebildet (Fig. 30 *C*). Die Versuche, auch oberirdische Früchte in Staniolhülsen reifen zu lassen, hatten keinen Erfolg, weil die dünnen Fruchtstielchen die Last der Hülse nicht zu tragen vermochten. Bei geeigneter Versuchsanstellung würden sich aber auch dort Erfolge erzielen lassen.

5. Geotropische und heliotropische Versuche.

Das senkrechte Eindringen der geophilen Blüten in die Erde, die Windungen und Krümmungen der Blütenstiele auf der Glimmerscheibe, um

noch neben der Wurzel in den Boden zu gelangen, lassen auf eine starke Kraft schließen, die auf die geophilen Sprosse wirkt. Diese Kraft wird ausgelöst durch den positiven Geotropismus, wie ich durch eine Reihe von Versuchen zeigen konnte. Töpfchen mit nur einer Versuchspflanze wurden horizontal gelegt und die Vertikale am Topfrande markiert. Allmählich bogen sich die jungen Fruchtstiele nach der Vertikalen und blieben in einer mehr oder weniger nach dem Erdmittelpunkte hinzeigenden Richtung stehen. Die neu hervorsprossenden Blütenstiele wuchsen direkt senkrecht nach unten (Fig. 27 *C*). Zwei Stiele, die keine Früchte angesetzt hatten, veränderten ihre Lage nicht. Die Fruchtstiele verlängern sich unter diesen Umständen bedeutend und erreichen eine Länge bis zu 8 cm, während die normale Länge 2—3 cm beträgt. Diese langen Stiele sind bedeutend dünner als die kurzen. Die Verlängerung sieht man auch gut auf der Photographie; sie zeigt auch, wie die Blätter und Achselsprosse senkrecht nach oben gewachsen sind.

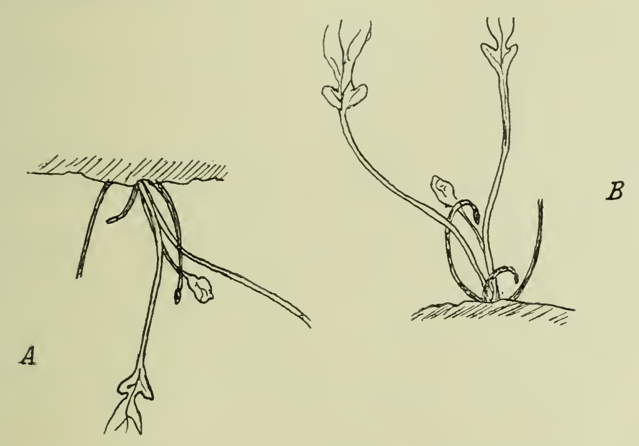


Fig. 31. *Cardamine chenopodifolia.* Erklärung im Text.

Dreht man einen horizontal gelegten Topf mit vertikal gerichteten Erdfrüchten um 90°, so daß diese in die Horizontale kommen, so streben die noch wachstumsfähigen wieder der Vertikalen zu, die sie aber kaum noch erreichen. Die Krümmung geschieht mehr in der vorderen Hälfte des Fruchtstieles.

Ein weiterer Versuch zeigt noch besser die Wirkung des positiven Geotropismus. Töpfchen mit jungen Pflanzen wurden mit einem Gipsring geschlossen und auf zwei Stäbe umgekehrt von unten mit einem Spiegel beleuchtet. Die Fruchtstiele entwickelten sich besser als in normaler Lage und zwar zum Teil senkrecht nach unten. Die erzeugten Früchtchen waren nur ganz klein. Fig. 31 *A* gibt eine Pflanze wieder mit drei solchen senkrecht nach unten zeigenden Fruchtstielen. Diese Pflanze wurde dann umgekehrt aufrecht hingestellt. An einem von den beiden langen Frucht-

stielen wurde das Früchtchen abgeschnitten, am anderen stehen gelassen. Nach ein paar Tagen hatte sich der unversehrte Fruchtstiel scharf umgebogen (Fig. 31 *B*), so daß das Früchtchen wieder senkrecht nach unten zeigte. Die Biegung nahm immer mehr zu und zu guter Letzt war Frucht samt Stiel im Boden verschwunden; der enthauptete aber ragte noch senkrecht nach oben und starb in dieser Stellung ab. Hieraus dürfen wir wohl schließen, daß es der Fruchtknoten ist, der dem Geotropismus gehorcht, und daß von dort aus der Stiel zur Krümmung veranlaßt wird. Dann können wir auch verstehen, weshalb in dem zuerst beschriebenen Versuche (Fig. 27 *C*) die Stiele, die keine Früchte angesetzt hatten, nicht reagierten. Ferner erklärt sich auch die öfter gemachte Beobachtung, daß junge Früchte, sobald die Spitze des Stieles den Rand der Glimmerscheibe erreicht hatten, in die Erde eindrangen. In diesem Falle trat die geotropische Krümmung ganz an der Spitze des Fruchtstieles ein.

Zwei Versuchspflanzen wurden horizontal an einem Stativ befestigt und so ans Fenster gestellt, daß die eine dem Lichte zu-, die andere abgewandt war. Natürlich stellten sich in beiden Fällen die geophilen Sprosse vertikal ein, aber während im ersten Falle die Früchte der Erde fest anlagen, bildeten sie im zweiten Falle einen kleinen Winkel mit der Ebene der Topferde. Es scheint also noch ein schwacher negativer Heliotropismus auf die geophilen Früchte zu wirken. Bei einem Wiederholungsversuche konnte ich freilich einen solchen Unterschied nicht feststellen.

Bei einer am Klinostaten horizontal rotierenden Versuchspflanze, die 2 m vom Fenster entfernt dem Lichte zugewandt war, drangen die Früchte ein wenig in die Erde ein. Das scheint also auch die obige Annahme zu bestätigen. Für bewiesen halte ich sie aber nicht, da die Versuche in zu geringem Umfange vorgenommen wurden und nicht mehr wiederholt werden konnten.

Siehe Tabelle der anatomischen Unterschiede. —

Zusammenfassung.

1. Die Hauptachse endet mit einer Dolde langgestielter geophiler Blüten oder Schötchen; in den Achseln der Rosettenblätter entspringen beblätterte Nebenachsen, die in traubigen Fruchtständen Schoten erzeugen. Es finden Übergänge zwischen Dolde und Traube, Schote und Schötchen statt.

2. Die normalen Schoten springen auf, die Klappen rollen sich spiralig auf; die Schötchen bleiben geschlossen. Dieses verschiedene Verhalten beruht auf dem verschiedenen Bau der mechanischen Zellen und der Reißstellen.

3. Die oberirdischen Samen haben einen breiten Flügel und eine Schleimepidermis, die unterirdischen einen schmalen Flügel und abgesehen von einzelnen bestimmten Stellen keine Schleimepidermis.

4. Durch Umkehrung der Entwicklungsbedingungen lassen sich Schoten

Cardamine chenopodifolia: Übersicht der anatomischen Unterschiede.

	Schote		Schötchen	
	normal	in Erde	normal	am Licht
Fruchtschale				
Äußere Epidermis	Zellen hoch; Außenwände dick	Zellen ganz flach	Zellen flach, Außenwände dünn	Vom normalen Verhalten kaum verschieden (Äußere Epidermis und Parenchym)
Parenchym	außen parenchymatisch; innen prosenchymatisch	Mittelstellung zwischen normaler Schote u. Schötchen	nur parenchymatisch, Zellen größer und flacher	
Mechan. Gewebe	einschichtig, Zellen nur innen verdickt	einschichtig, Zellen auf der Innen- und Außenseite verdickt, innen aber stärker	2—3-schichtig; Zellen regelmäßig verdickt	Zellen einseitig wie bei den normalen Schoten verdickt, Zellen verschieden orientiert, 1—3 Schichten
Innere Epidermis	verdickte Außenwände; radiale Wände zum Teil gefaltet	keine Veränderung festgestellt (Innere Epidermis und Rißstellen)	Außenwände dünner als bei normaler Schote; radiale Wände gefaltet	keine Veränderung festgestellt (Innere Epidermis und Rißstellen)
Rißstellen d. Klappen	gut ausgebildet		schlecht ausgebildet	
Samenschale				
Epidermis	Schleimzellen	Mittelstellung zwischen normalen Schoten und Schötchen, doch letzteren näher stehend	Keine Schleimzellen mit Ausnahme von Stellen an der Mikropyle und dem Flügel	Schleimzellen nicht gerade so gut ausgebildet wie bei dem normalen Schotensamen
Palisadenschicht	Zellen klein; verdickte, radiale Wände gerade		Zellen groß; verdickte radiale Wände verbogen	den normalen unterirdischen ähnlich, doch abhängig von der Größe der Samen (Palisadenschicht bis Endosperm)
Farbstoffschicht	kleine Zellen (Farbstoffschicht und Endosperm)	den normalen oberirdischen ähnlich, doch abhängig von der Größe der Samen (Farbstoffschicht und Endosperm)	große Zellen (Farbstoffschicht und Endosperm)	
Endosperm				

und Schötchen, sowie deren Samen äußerlich und innerlich verändern und bis zu einem weitgehenden Grade ineinander verwandeln.

5. Die Ursache dieser Veränderungen ist wohl das Licht.

6. Das Eindringen der geophilen Sprosse beruht auf einem starken positiven Geotropismus; wahrscheinlich wirkt auch noch ein schwacher negativer Heliotropismus mit.

7. Den geotropischen Reiz perzipieren vorzüglich wohl die Fruchtknoten in den Blüten; diese übertragen ihn auf die Fruchtstiele.

C. Biologische Bedeutung der Unterschiede im anatomischen Bau.

Wir haben gesehen, daß der Formverschiedenheit verschiedenartiger Früchte derselben Spezies auch eine mehr oder minder große Verschiedenheit im anatomischen Bau entspricht. Die Beziehungen zwischen der äußeren Gestalt und der Verbreitungsart der Früchte sind öfters erwähnt und beschrieben worden. Auf einen Zusammenhang zwischen innerer Struktur und Art der Verbreitung haben Lundström und Loose hingewiesen. Ersterer hält den Transport der larvenähnlichen Früchte von *Dimorphotheca* und *Calendula* durch insektenfressende Vögel mindestens für sehr wahrscheinlich und glaubt im anatomischen Bau sonst unerklärbare Anpassungen an diese Verbreitungsart zu erblicken. Letzterer weist auf die Bedeutung des sog. Luftgewebes überhaupt hin, da es das spezifische Gewicht verringert. Aber auch in den verschiedenen heterokarpen Formen einer Spezies ist das Luftgewebe verschieden stark entwickelt. Bei den Flugfrüchten ist sein Vorkommen meist auf die Flügel beschränkt. In den meist größeren Randfrüchten, die meist auch keinen Pappus besitzen, ist es besser ausgebildet als in den kleineren und leichteren Scheibenfrüchten. Da die mit bloßem Auge nicht sichtbaren Anhangsgebilde der Epidermis, wie Haare und Stacheln, ein leichteres Anheften an sich bewegende Gegenstände ermöglichen, so spielen auch sie bei der Verbreitung eine Rolle.

Weiter steht der anatomische Bau der Frucht und Samenschale in Beziehung zur Keimung. Es ist von allen Autoren, die sich mit derartigen Versuchen befaßt haben, oftmal beobachtet worden, daß die Fruchtschale die Keimungsenergie beeinflußt. So keimen nach Becker z. B. die Scheibenfrüchte von *Geropogon glaber* viel schneller als die Randfrüchte. Nach Entfernen der Fruchtschale erfolgte die Keimung bei beiden viel schneller, zudem wurde die Keimdifferenz geringer. Parallel hiermit geht der Unterschied in der Dicke der Fruchtschalen.

Die Scheibenfrüchte von *Zacyntha verrucosa* keimen viel schneller als die Randfrüchte mit Hüllblatt, viel langsamer als die Randfrüchte ohne Hüllblatt. Hier geht die Ausbildung des mechanischen Gewebes parallel mit der Keimungsenergie. Bei *Ximenesia encelioides* läßt sich derselbe Zusammenhang zwischen der Keimungsenergie und der Entwicklung des Hypoderma beobachten. Parallel mit der größeren Keimungsenergie der

Scheibenfrüchte von *Heterospermum Xanthii* und *Chardinia xeranthemoides* geht die Unterbrechung des mechanischen Mantels.

Auf die biologische Bedeutung der Schleimepidermis der Samenschale ist bei *Cardamine chenopod.* schon hingewiesen worden.

D. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Je mehr die verschiedenartigen Früchte bei ein und derselben Spezies äußerlich verschieden sind, desto größer sind auch die inneren, anatomischen Unterschiede. Ein schönes Beispiel liefern die ziemlich gleichartigen Glieder der Schoten von *Cakile maritima* und die sehr unähnlichen jener von *Rapistrum rugosum.*

2. Die anatomischen Unterschiede bestehen
   a. in einer verschiedenartigen Ausbildung der einzelnen Gewebselemente, z. B. größere und kleinere, verholzte und unverholzte, gleichmäßig und ungleichmäßig verdickte Zellen, Zellen mit und ohne Anhangsgebilde, wie Haare, Papillen, Stacheln.
   b. in der Reduktion einzelner Gewebe, z. B. des mechanischen Gewebes in der Randfrucht von *Zacyntha verrucosa.*
   c. in der besseren Ausbildung einzelner Gewebe, z. B. des Hypoderma bei den Randfrüchten von *Ximenesia encelioides* und *Thrincia hirta*, des mechanischen Gewebes der Kompositen.

3. Nie fehlt eine Gewebeart der einen Fruchtform ganz, die in der anderen vorhanden ist.

4. Es ist wenigstens bei einer Art (*Cardamine chenopodifolia*) gelungen, durch Änderung der Entwicklungsbedingungen die anatomischen Verhältnisse umzukehren.

5. Die anatomischen Unterschiede stehen in Beziehung zur Verbreitung und Keimung der Samen.

E. Anhang.

I. Literaturverzeichnis.

1. Abraham, M., Bau und Entwicklungsgeschichte der Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen einiger Cruciferen. — Jahrb. für wiss. Bot. 16. Bd. 1885.
2. Becker, H., Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. — Beihefte z. Bot. Zentralbl. Bd. 28, 1912.
3. Correns, C., Das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphotheca pluvialis.* — Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIV., 1906.
4. Crocker, W., Rôle of seed coats in delayed germination. Contributions from the Hull Botanical Laboraty. LXXXV. — The Botan. Gazette. Vol. XLII., 1906.
5. Gerdts, H. L., Bau und Entwicklung der Kompositenfrucht. — Inaug.-Diss. Leipzig 1905.
6. Goebel, K., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. — Biolog. Centralbl. XXIV., 1904.
7. Grisebach, A., Der Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane von *Cardamine chenopodifolia.* — Bot. Zeit. 36. Jhrg. 1878.

8. HANAUSEK, E., Untersuchung über die kohleähnliche Masse der Kompositen. — Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., 87. Bd.
9. HANNIG, E., Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferenfrüchte. — Bot. Zeit. Bd. 59, 1901.
10. HILDEBRAND, F., Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. — Jahrb. f. wiss. Bot. 9. Bd., 1873/74.
11. KLEBS, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. — Untersuch. aus dem Bot. Institut zu Tübingen, Bd. I., 1883.
12. LAVIALLE, L., Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. — Ann. des Sc. nat., 9e Série, Tome XV., 1912.
13. LEBARD, P., Remarques sur l'ouverture à la germination de quelques akènes de Liguliflores. — Revue générale de Botanique 1913.
14. LINDMAN, C. A. M., Einige amphikarpe Pflanzen der südbrasilianischen Flora. — Öfversigt af Kongl. Vetenskap-Akad. Förhandlingar, 1900, No. 8. Stockholm.
15. LOOSE, R., Die Bedeutung der Frucht und Samenschale der Kompositen für den ruhenden und keimenden Samen. — Inaug.-Diss. Berlin 1891.
16. LUDWIG, F., Über Kleistogamie von *Cardamine chenopodifolia.* — Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. XXVI., 1884.
17. LUNDSTRÖM, A. N., Pflanzenbiologische Studien. II. Die Anpassungen der Pflanzen an Tiere. — Upsala 1887.
18. SCHULZ, O. E., Monographie der Gattung *Cardamine.* — Englers Bot. Jahrb. 32. Bd., 1903.
19. v. WAHL, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der geflügelten Früchte und Samen. — Bibliotheca Botanica, 1897.

II. Verzeichnis der untersuchten Spezies.

I. Heterokarpe Arten
- a. Compositen
  1. *Dimorphotheca hybrida*
  2. *Dimorphotheca pluvialis*
  3. *Charieis heterophylla*
  4. *Zinnia pauciflora*
  5. *Sanvitalia procumbens*
  6. *Ximenesia encelioides*
  7. *Synedrella nodiflora*
  8. *Heterospermum Xanthii*
  9. *Achryachaena mollis*
  10. *Chrysanthemum Myconis*
  11. *Chrysanthemum coronarium*
  12. *Chardinia xeranthemoides*
  13. *Calendula eriocarpa*
  14. *Hyoseris scabra*
  15. *Zacyntha verrucosa*
  16. *Rhagadiolus stellatus*
  17. *Hedypnois cretica*
  18. *Hypochoeris glabra*
  19. *Thrincia hirta*
  20. *Geropogon glaber*
  21. *Barkhausia foetida*
  22. *Crepis rubra*
- b. Cruciferen
  23. *Cakile maritima*
  24. *Rapistrum rugosum*

II. Amphikarpe Arten
- a. Compositen
  25. *Catananche lutea*
- b. Cruciferen
  26. *Cardamine chenopodifolia.*